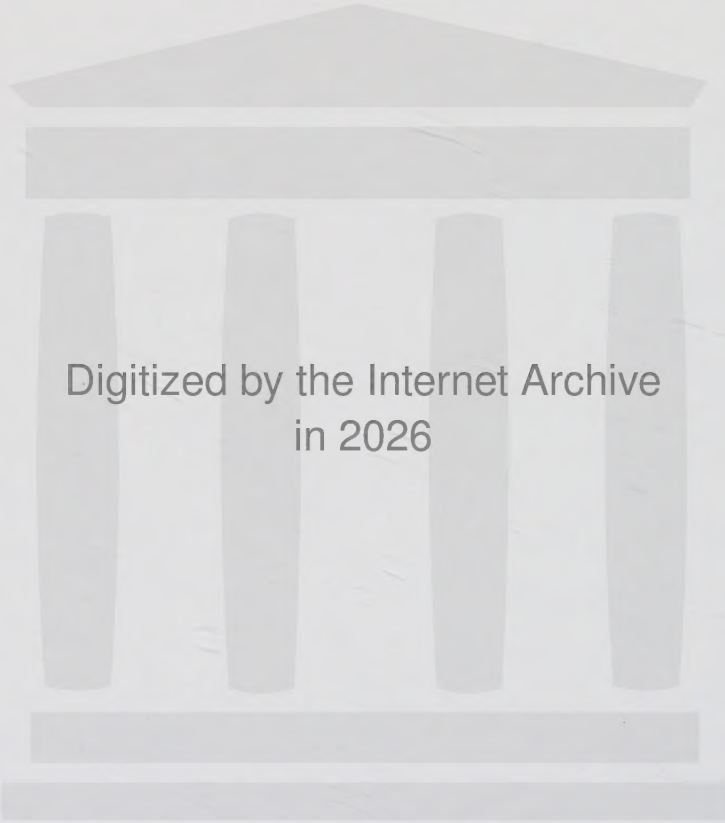


Zur Psychophysik der Temperaturwahrnehmung:
die Erfassung von Information über
Temperatur und Stoff

Dissertation
zur Erlangung des Grades
"Doktor der Naturwissenschaften"
am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz

vorgelegt von
Mark Tritsch
geb. in Sutton Coldfield

Mainz 1986



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554222_0016

Zur Psychophysik der Temperaturwahrnehmung:

die Erfassung von Information über

Temperatur und Stoff

Dissertation

zur Erlangung des Grades

"Doktor

der Naturwissenschaften"

am Fachbereich Biologie

der Johannes Gutenberg-Universität

in Mainz

Mark Tritsch

geb. in Sutton Coldfield

Mainz 1986

Dekan:

Prof. Dr. Ferdinand Radler, Mainz

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. Christoph v. Campenhausen, Mainz

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Werner v. Seelen, Mainz

Tag der mündlichen Prüfung: 10. Dezember, 1986

Danksagung

Allen voran möchte ich Herrn Prof. v. Campenhausen für die Überlassung des Themas und für die vielen anregenden Diskussionen, die fast immer Anstöße zu weiterführenden Überlegungen geliefert haben, danken.

Für ihre Mitwirkung an der Konstruktion des Apparats möchte ich insbesondere Herrn Bockius und Herrn Altmayer danken. Herrn Hoch danke ich für die geduldige Anfertigung vieler Zeichnungen und seine stetige Hilfsbereitschaft bei jeder Gelegenheit. Weiterhin danke ich Frau Grosz für ihre schnelle Erledigung der Fotoarbeiten.

Für die Hilfeleistungen bei der sprachlichen Verfeinerung des Manuskripts danke ich in erster Linie Herrn Dr. Behrend, weiterhin aber den vielen anderen Institutsmitgliedern, die immer bereit waren meine sprachwissenschaftlichen Fragen zu beantworten.

Herrn Prof. Stofft möchte ich für die Überlassung des Versuchsraumes danken.

Inhaltsverzeichnis

1	<u>Einleitung</u>	1
1.1	Der Drei-Schalen-Versuch	2
2	<u>Theoretische Grundlagen</u>	13
2.1	Die Funktionen der Temperaturrezeption	13
	(a) Temperaturbeurteilung	13
	(b) Thermoregulation	13
	(c) Objektdiskriminierung	17
	(d) Schutzfunktion	18
2.2	Die physikalischen Reizbedingungen	19
	(a) Sinnesphysiologische Voraussetzungen	20
	(b) Die Wärmeübertragung	21
3	<u>Methode</u>	27
3.1	Apparat	29
3.2	Versuchsdurchführung	38
4	<u>Ergebnisse</u>	42
4.1	Die Konstanzleistung	44
4.2	Die Reiz-Empfindungs-Kurven	62
4.3	Statische Empfindungen	68
4.4	Statistische Behandlung	73
4.5	Kontrollversuche	84
4.6	Physikalische Auswirkungen der Adaptation	93

5	<u>Diskussion</u>	97
5.1	Funktionelle Interpretation	98
5.2	Sinnesphysiologische Interpretation	107
5.2.1	Vergleich mit niedrigschwelligen spezifischen Temperaturrezeptoren	109
	(a) Statische Empfindung	109
	(b) Intensität von statischen verglichen mit dynamischen Empfindungen	110
	(c) Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurven	110
	(d) Linearität der Reiz-Empfindungs-Kurve	113
	(e) Adaptationskinetik	114
5.2.2	Andere temperatursensiblen Rezeptoren	115
5.2.3	Die zentrale Verarbeitung	117
	(a) Erregungsverteilung	118
	(b) Erregungsverstärkung	119
6	<u>Der künstliche Finger</u>	122
7	<u>Zusammenfassung</u>	134
	<u>Anmerkungen</u>	136
	<u>Literaturverzeichnis</u>	144
	<u>Lebenslauf</u>	

1 Einleitung

Die Temperatur von Teilen der Hautoberfläche hat für das Gehirn des Menschen zwei verschiedene Bedeutungen. Auf der einen Seite ist diese Temperatur selbst eine wichtige Regelgröße für thermoregulatorische Vorgänge. Auf der anderen Seite beinhaltet sie auch Information über die Temperatur der Umwelt oder eines Teils der Umwelt. Inwieweit wird diese Information bei der Reizverarbeitung tatsächlich ausgewertet? Empfindungen, die aus den Sinnesmodalitäten des somatosensorischen Systems stammen werden entweder somatisiert oder objektiviert (v. Kries 1923). Beim Betasten eines Gegenstandes werden zum Beispiel die entstehenden Temperaturempfindungen auf den Gegenstand bezogen (objektiviert) und nicht auf die Haut (somatisiert).

Ist es nicht möglich, daß diese objektivierten Empfindungen auch tatsächlich Information über die objektive Temperatur des Gegenstandes beinhalten? Gegen eine solche Hypothese spricht die bekannte zeitliche Adaptation der Temperaturempfindungen. Wie kann eine feste Zuordnung von Empfindungen zu objektiven Temperaturen entstehen, wenn sich eine Temperaturempfindung bei gleichbleibendem Reiz in der Zeit ändern kann? Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit einer Prüfung dieser Frage anhand einer neu in die Temperaturspsychophysik eingeführten Reizmethode. Dies ist die Methode der dicheirischen Reizung, die einer binokularen Ab-

gleichsmethode in der optischen Psychophysik entspricht.

1.1 Der Drei-Schalen-Versuch

Warm- und Kaltempfindungen werden hauptsächlich durch Rezeptoren, die spezifisch ⁽¹⁾ auf Temperatur ansprechen, vermittelt (Hensel 1981). Neurophysiologische Untersuchungen, bei denen Einzelfaserableitungen mit dem Verfahren der perkutanen Mikroneurographie gemacht wurden (Konietzny 1982), haben das Vorhandensein solcher Rezeptoren auch in der menschlichen Haut nachgewiesen. Diese Rezeptoren haben ein ausgesprochen phasisch-tonisches Verhalten. Sie geben eine statische Antwort auf gleichbleibende Temperatur und eine dynamische Antwort auf Temperaturänderungen. Die Höhe der statischen Antwort hängt von der Adaptationstemperatur der Haut ab. Die dynamische Antwort erlaubt eine Klassifizierung als Kaltrezeptoren, bei denen Kühlung der Haut eine überschießende Erregung und Erwärmung eine Hemmung hervorruft, und Warmrezeptoren, bei denen Erwärmung eine überschießende Erregung und Kühlung eine Hemmung hervorruft. Nach einem Temperatursprung adaptiert die dynamische Antwort auf die für die neue Temperatur charakteristische statische Antwort nach 10 bis 30 sec.

Das Verhalten dieser Rezeptoren wurde zuerst von Zotterman (1936) bei Mehrfaserableitungen beobachtet. Eine Lösung der seit längerer Zeit laufenden Kontroverse über den adäquaten Reiz für die Temperaturendorgane schien anhand

solcher Beobachtungen möglich. Der Streit betraf die Frage, ob die Ergebnisse aus psychophysischen Untersuchungen eine Empfindlichkeit der Endorgane für Temperaturänderungen (Weber 1846) oder Absoluttemperatur (Hering 1877) bewiesen. Hensel & Zotterman (1951) folgerten aus den ersten gründlichen neurophysiologischen Untersuchungen an den Kaltfasern des N. lingualis der Katze, daß für eine Reizmetrik des Temperatursinnes drei Größen erforderlich sind:

$$E = f(T, dT/dt, F),$$

wobei E = Erregung, T = Absoluttemperatur, t = Zeit und F = Fläche. Schon von Weber (1846) war anhand psychophysischer Untersuchungen eine beträchtliche Flächensummation beim Temperatursinn nachgewiesen worden.

Beide Gegner, Weber und Hering, hatten also bei der Deutung ihrer jeweilig vorhandenen Beweismaterialien Recht. Trotzdem besteht eine gewisse Ironie in der Tatsache, daß ein ursprünglich von Hering (1872) veröffentlichter klassischer Versuch später unter dem Namen "Weber'scher Dreischalen Versuch" seinen Platz als oft zitiertes Lehrbuch Beispiel für die Empfindlichkeit des Temperatursinnes für Temperaturänderungen fand ⁽²⁾. Dieser Versuch ist besonders imponierend, wenn er auf folgende Weise durchgeführt wird: Man taucht die eine Hand in ein Gefäß mit Wasser von 18°C und die andere Hand in ein Gefäß mit Wasser von 40°C ein. Obwohl man zuerst sehr starke Kalt- beziehungsweise Warmempfindungen hat, nehmen diese nach mehreren Minuten ab, und es bleibt ein andauernder Eindruck von mässiger Kühle an

einer Hand und Wärme an der anderen. Das beweist, daß der Mensch Temperaturen, wenn diese von der normalen Hauttemperatur abweichen, auch ohne Temperaturänderungen wahrnehmen kann. Jetzt taucht man beide Hände gleichzeitig in ein drittes Gefäß mit Wasser von 27°C. Es entsteht schnell eine deutliche Warmempfindung an der vorher kühlen Hand und eine Kaltempfindung an der vorher warmen Hand. Die Empfindlichkeit der Haut der beiden Hände für unterschiedliche Temperaturänderungen bei gleicher Absoluttemperatur des Wassers wird damit auf eindrucksvolle Weise bestätigt. Dieser Versuch läßt sich mit geeigneter Ausrüstung und mit ähnlichen Ergebnissen auch unter trockenen Bedingungen für ein festes Objekt von 27°C durchführen.

Die in diesem Versuch hervortretenden Sinnesphänomene stimmen mit den für spezifische Temperaturrezeptoren oben beschriebenen Eigenschaften mindestens qualitativ überein. Sowohl die Empfindungen als auch die Rezeptorantworten reagieren sehr stark auf Temperaturänderungen und zeigen ausgeprägte Adaptationseffekte, obwohl für die Adaptation der Temperaturempfindungen eine viel längere Zeit als für die Rezeptoradaptation gebraucht wird (Kenshalo 1976). Bis jetzt ist aber kein wirklich systematischer Versuch unternommen worden, um die durch verschiedene Kombinationen von Adaptationstemperatur und Temperaturänderung hervorgerufenen Temperaturempfindungen mit den unter ähnlichen Bedingungen auslösbaren Rezeptorantworten quantitativ zu vergleichen ⁽³⁾.

Eine Interpretation des Drei-Schalen-Versuchs, die sich

nur auf die oben beschriebenen Eigenschaften der Temperaturrezeptoren stützt, ist möglich: wenn die beiden Hände in das dritte Gefäß eingetaucht werden, werden in der bisher warmen Hand durch das Temperaturabsinken alle Warmrezeptoren plötzlich gehemmt und alle Kaltrezeptoren stark erregt. In der bisher kalten Hand werden durch den Temperaturanstieg alle Kaltrezeptoren gehemmt und alle Warmrezeptoren stark erregt. Daraus könnten die bei der selben Absoluttemperatur gleichzeitig auftretenden Warm- und Kaltempfindungen erklärt werden. Es ergeben sich bei dieser Interpretation allerdings mehr Fragen als Antworten. Ist der Effekt, der bei dem Drei-Schalen Versuch auftritt, charakteristisch für den Temperatursinn? Ist der Effekt ebenso ausgeprägt bei höheren oder tieferen Temperaturen des dritten Gefäßes? Spielt die Absoluttemperatur für die Empfindungen bei dem Versuch keine Rolle? In welchem quantitativen Verhältnis stehen die Warm- und Kaltempfindungen zu den Temperaturänderungen? Stimmen die Auswirkungen von unterschiedlichen Adaptationstemperaturen mit den Rezeptoreigenschaften quantitativ überein?

Wenn das Phänomen des Drei-Schalen-Versuchs charakteristisch für den Temperatursinn wäre, hätte dies sehr weitgehende Konsequenzen für seine biologische Funktion. Die bei dem Drei-Schalen-Versuch gemachten Beobachtungen lassen nämlich vermuten, daß die Temperaturempfindung, die durch das Anfassen eines Gegenstandes hervorgerufen wird, im wesentlichen von der Temperaturänderung an der Haut der Hand bestimmt wird. Wenn dies auch unter den am häufigsten auftre-

tenden Lebensbedingungen tatsächlich der Fall wäre, könnte der Temperatursinn des Menschen keine Information über die Temperaturen von Objekten in unserer Umwelt vermitteln. Dies stünde aber in ziemlich starkem Widerspruch zu unseren täglichen Erfahrungen: z.B. könnte keine Mutter die Temperatur des Badewassers für ihr Baby auf zuverlässige Weise prüfen, und auch das Prüfen der Temperatur des Schlafplatzes wäre ausgeschlossen.

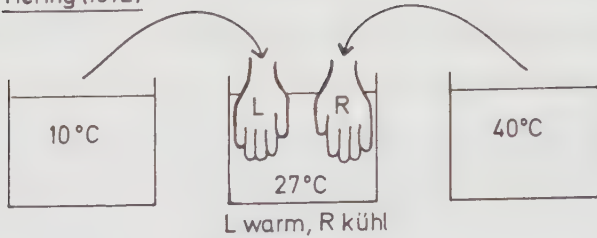
Diese Überlegungen zeigen, daß, obwohl die Frage des adäquaten Reizes für die Temperaturrezeptoren gelöst worden ist, die Frage der Reizspezifität des Temperatursinnes als ganzes, d.h. ob nur Temperaturänderungen oder auch Absoluttemperaturen tatsächlich wahrgenommen werden, noch gestellt werden muß. Die Objekttemperaturkonstanz ist in diesem Zusammenhang ein wichtiger Begriff. Man definiert sie als die Fähigkeit des Temperatursinnes, immer dieselbe Empfindung zu produzieren bei einer bestimmten Temperatur eines vorgegebenen Objekts, das in Berührung mit einer definierten Hautfläche kommt. Der Begriff der Wahrnehmungskonstanz wurde erstmals in Bezug auf Eigenschaften der Helligkeits- und Farbwahrnehmung angewendet (Hering 1925). Man kann die Konstanzleistung ganz allgemein definieren als die Fähigkeit eines Organismus Gegenstände seiner Umwelt unter verschiedenen Reizbedingungen unverändert wahrzunehmen (v.Campenhausen 1981). Es ist zu erwarten, daß die Konstanzleistung der Objekttemperaturwahrnehmung nicht allein durch das Verhalten der peripheren Rezeptoren, sondern auch durch

Eigenschaften des Zentralnervensystems bedingt wird. Es war die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit diese Konstanzleistung zu untersuchen.

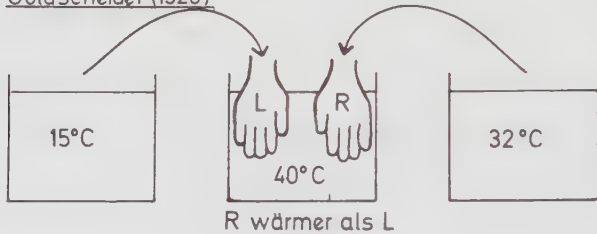
Sinnesphysiologen haben sich früher mit den Auswirkungen von verschiedenen Temperaturen in den drei Schalen des Drei-Schalen-Versuchs beschäftigt. Die Ergebnisse waren immer anders als erwartet, und es wurde bei jedem solchen Versuch eine neue Theorie aufgestellt. Die Temperaturkombinationen bei drei Varianten des Drei-Schalen-Versuchs mit ihren jeweiligen Ergebnissen sind in Abb. 1 dargestellt. Goldscheider (1926) hat die Adaptationstemperaturen für seine Hände auf 15°C und 32°C , und die Prüftemperatur des Wassers, in das er anschließend beide Hände eingetaucht hat, auf 40°C eingestellt. Er stellte fest, daß der Effekt gerade das Gegenteil von dem war, den man aus dem ursprünglichen Versuch von Hering hätte erwarten sollen. Mit der warm-adaptierten Hand wurde die Prüftemperatur als wärmer empfunden, als sie mit der kalt-adaptierten Hand empfunden wurde. Goldscheider erklärte dieses Ergebnis mit einem parallel mit der Adaptation laufenden aber sowohl gleichsinnige wie ungleichsinnige "Temperaturnerven" betreffenden "Ermüdungsvorgang" (4). Seine Theorien faßte er zusammen in ein neues Gesetz der "Konstanz der Erregbarkeit", das hier nicht weiter analysiert wird.

In einem Experiment von Hahn (1929) wurden Adaptationstemperaturen von 17°C und 35°C und eine Prüftemperatur von 37°C untersucht. Unter diesen Bedingungen war kein Empfin-

Hering (1872)



Goldscheider (1926)



Hahn (1929)

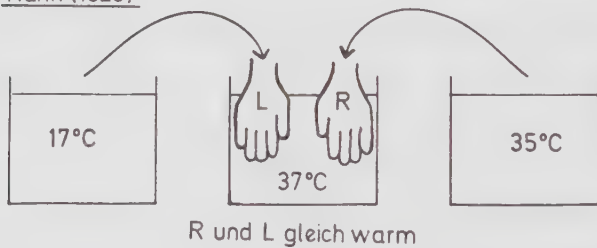


Abb. 1: Drei Varianten des Drei-Schalen-Versuchs (L = linke Hand; R = rechte Hand).

dungsunterschied bei dem Eintauchen der beiden Hände in das Prüfbad festzustellen. Allerdings war die Latenzzeit für die aufkommende Warmempfindung auf der kalt-adaptierten Hand etwas länger. Auch Hahn entwickelte aus diesem Grundversuch und einer langen Reihe anderer Versuche eine neue Theorie,

die er das Gesetz der konstanten Summe nannte. Nach diesem Gesetz ist der Mensch anhand seiner Temperaturempfindungen in der Lage, ein zuverlässiges Urteil über Absoluttemperaturen zu bilden. Ausnahmsweise innerhalb eines Temperaturgebietes zwischen der jeweiligen Adaptationstemperatur und der "Indifferenz-Temperatur", bei der keine bleibende Empfindung zu spüren ist, weichen die Empfindungen von dem Gesetz ab. Die Theorie von Hahn wurde von v.Frey (1929) stark kritisiert, zum Teil wegen Unzulänglichkeiten der Versuchsmethode und zum Teil, weil er glaubte, daß "nicht recht einzusehen ist, wie Temperaturen als solche reizend wirken sollen".

Im Rahmen der Vorversuchsreihe, die der vorliegenden Arbeit vorausging, wurden die möglichen Variationen des Drei-Schalen-Versuchs näher untersucht. Zu diesem Zweck wurden die Adaptationstemperaturen der beiden Hände bei 20°C und 43°C festgesetzt, während die Prüftemperatur innerhalb des dazwischen liegenden Temperaturbereich kontinuierlich variiert werden konnte. Die Versuchsperson gab die Intensitäten der warmen oder kalten Empfindungen durch eigenmetrische Schätzung anhand einer Zahlenskala an. Die Ergebnisse eines solchen Versuchs werden in Abb. 2 (durchgezogene Linien) gezeigt. Die Temperatur des Prüfbads steht auf der Abszisse und die Empfindung steht auf der Ordinate. Die Kurven beziehen sich auf die beiden unterschiedlich adaptierten Hände. Bei einem weiteren Versuch (unterbrochene Linien in Abb. 2) wurde das Prüfbad durch eine große, wasserdurchströmte Thermode ersetzt. Diese entsprach viel bes-

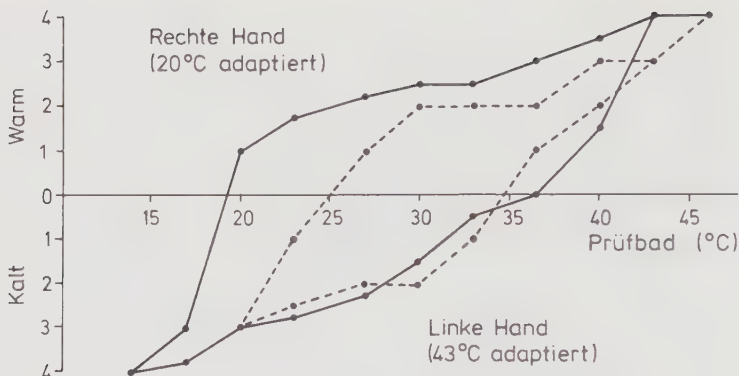


Abb. 2: Ergebnisse einer Drei-Schalen-Versuchsreihe mit variiertem Temperatur des Prüfbads (durchgezogene Linien). Die Empfindungen an den zwei Händen wurden 2 sec nach Eintauchen in das Prüfbad anhand einer Zahlenskala zwischen 0 und 4 geschätzt. Die nach oben gekrümmte Kurve bezieht sich auf die rechte, die nach unten gekrümmte auf die linke Hand. Die unterbrochenen Linien zeigen die Ergebnisse, wenn das Prüfbad durch eine Thermode der gleichen Temperatur ersetzt wird.

ser dem Begriff "Tastobjekt". Die Versuchsperson mußte die Hände nach schnellem Abtrocknen auf die Thermode legen und anschließend die resultierenden Empfindungen angeben. Ein anderer Versuch wird in Abb. 3 gezeigt. Hier wurden statt des Prüfbads Ei-förmige Objekte aus Gips eingesetzt, die auf verschiedenen Temperaturen gehalten wurden.

Es lassen sich anhand Abb. 1 - 3 folgende Beobachtungen machen. Der Empfindungsunterschied, der den Konstanzfehler entspricht, ist nicht bei allen Prüfbad- bzw. Objekttempera-

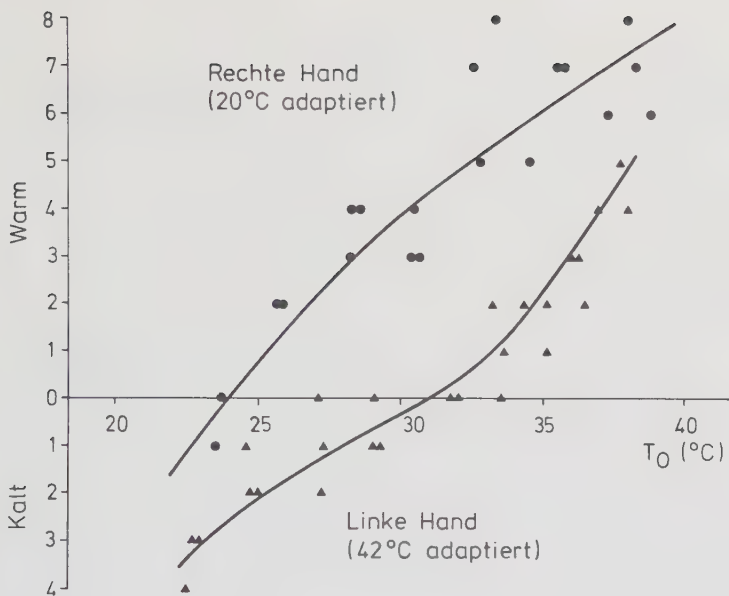


Abb. 3: Ein Drei-Schalen-Versuch, bei dem das Prüfbad durch ei-förmige Objekte aus Gips ersetzt wurde. Die Versuchsperson betastete Objekte von verschiedenen Temperaturen (T_0 auf der Abszisse) und machte anhand einer Zahlenskala zwischen 0 und 10 eine Schätzung der Empfindung an der linken, warmadaptierten (▲) und an der rechten, kaltadaptierten (●) Hand.

turen gleich groß. Bei Änderungen dieser Temperatur mit gleichbleibenden Adaptationstemperaturen ändert sich auch das Ausmaß des Unterschieds: er ist klein oder nicht vorhanden bei Prüfbad- bzw. Objekttemperaturen außerhalb des normalen Hauttemperaturbereichs. Bei den Versuchen von Goldscheider und von Hahn können die Auswirkungen der unterschiedlichen Adaptationstemperaturen auf die Empfindungen

nicht durch die Temperaturänderungen erklärt werden. Allerdings läßt sich mit Hilfe von Abb. 1 - 3 nicht zeigen, ob das Verschwinden des Empfindungsunterschieds mit der Prüftemperatur selbst, mit ihrem Annähern an eine der Adaptationstemperaturen, oder mit ihrer Entfernung von der anderen Adaptationstemperatur zusammenhängt.

Es war Aufgabe der vorliegenden Arbeit, den Grad der Konstanzleistung in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur und der Objekttemperatur quantitativ festzustellen. Anhand der Ergebnisse dieser Untersuchung sollen mindestens ansatzweise Antworten auf zwei weitere Fragen möglich sein. Erstens, welche biologische Bedeutung in Bezug auf die Sinnesumwelt des Menschen haben die offensichtlich vorhandenen großen Abweichungen von einer vollständigen Objekttemperaturkonstanz? Zweitens, welche Bedeutung haben die Rezeptoreigenschaften bzw. die weiteren Verarbeitungsschritte im ZNS für die Objekttemperaturkonstanz?

2 Theoretische Grundlagen

2.1 Die Funktionen der Temperaturrezeption

Es wird manchmal behauptet, daß die Thermoregulation die wichtigste biologische Funktion der Temperaturrezeption ist (Hensel 1979). Wichtig für die Thermoregulation ist nicht die absolute Temperatur von Objekten, sondern die Regelung der körpereigenen Temperatur. Soll man deshalb die in Abschnitt 1.1 postulierte und möglicherweise mangelhaft ausgebildete Konstanz der Objekttemperaturwahrnehmung als eine nur unwesentliche Seite des Temperatursinnes betrachten? Um diese Frage richtig zu beantworten, muß man die vielfältigen Funktionen der Temperaturrezeption in ihrem Verhältnis zueinander sehen. Diese Funktionen können auf folgende Weise aufgeteilt werden: (a) die Temperaturbeurteilung, (b) die Thermoregulation, (c) die Objektdiskriminierung und (d) die Schutzfunktion. Dies ist keineswegs eine erschöpfende Liste.

(a) Temperaturbeurteilung

Diese Funktion ist Gegenstand der vorliegenden Untersuchung, und wird nur der Vollständigkeit halber an erster Stelle erwähnt.

(b) Thermoregulation

Die Temperaturrezeptoren der Haut vermitteln nicht nur Temperaturempfindungen. Sie sind auch ein Teil des thermore-

gulatorischen Regelkreises. Die Thermoregulation hat sowohl autonome wie verhaltensbezogene Komponenten. Die autonome Thermoregulation ⁽⁵⁾ steuert Effektoren, die Kältezittern, Schwitzen, vasomotorische Reaktionen u.s.w. ohne Mitwirkung des Bewußtseins hervorrufen, während die verhaltensbezogene Thermoregulation mehr oder weniger bewußte Verhaltensreaktionen, die die Körpertemperatur in dem physiologisch optimalen Bereich halten sollen, auslöst. Beide müssen, um effizient zu arbeiten, hauptsächlich nicht von der Hauttemperatur, sondern in viel höherem Maß von der Innenkörpertemperatur gesteuert werden. Die jeweilige Beiträge aus integrierter Hauttemperatur und Innenkörpertemperatur zum Regelkreis der autonomen Thermoregulation ist Gegenstand vieler Untersuchungen gewesen (z.B. Brown und Brengelmann 1970). Versuche, bei denen entweder die autonome oder die verhaltensbezogene Thermoregulation in Versuchstieren funktionsunfähig gemacht wurde, haben gezeigt, daß die beiden Systeme einander weitgehend ersetzen können (Cabanac 1972).

Es ist für die hier behandelte Fragestellung von großer Bedeutung, daß die verhaltensbezogene Thermoregulation nicht durch die Warm- oder Kaltempfindungen selbst, sondern durch die affektive Komponente der Temperaturempfindungen gesteuert wird. Die affektive Komponente kann durch das Aufteilen der Empfindungen in verschiedene Stufen von angenehm oder unangenehm gemessen werden und ist von der gleichzeitig auftretenden Warm- oder Kaltempfindung weitgehend unabhängig (Mower 1976). Ob z.B. ein kaltes Objekt als angenehm oder

als unangenehm eingestuft wird und wie stark dies empfunden wird hängt in erster Linie von der Innentemperatur (Cabanac 1972) und von der integrierten Hauttemperatur (Issing und Hensel 1983) ab.

Wegen der eindeutigen Trennung beider Komponenten der Temperaturempfindungen kann der Mensch auf einen Gegenstand bestimmter Temperatur gleichzeitig auf drei verschiedene Weisen reagieren: er kann (1) die Temperatur beurteilen, (2) sich bewußt thermoregulativ verhalten (z.B. sich dem Gegenstand annähern), und (3) autonom thermoregulativ reagieren. Die Tatsache, daß es trotz der gleichzeitig verlaufenden thermoregulatorischen Vorgängen möglich ist, die Temperatur des Gegenstandes zu beurteilen, macht deutlich, daß diese Urteilsfähigkeit eine ganz wesentliche Funktion des Temperatursinnes sein muß.

Abbildung 4 zeigt schematisch (abgeändert von Hensel 1981) ein Flußdiagramm für Temperaturrezeptorinformation nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand. Temperaturrezeptoren sind im ZNS (Hypothalamus, Rückenmark), in der Haut, und wohl auch im Innenkörper zu finden. Die lokalen Warm- und Kaltempfindungen werden nur von der lokalen Antwort der Hautrezeptoren bestimmt, die thermoregulativen Effektorvorgänge und Affekte von allen Rezeptoren. Lokaler thermischer Komfort hängt zusätzlich von der Erregung der lokalen Hautrezeptoren ab. Die thermoregulatorischen Zentren werden in Abb. 4 als ein einzelnes Kästchen dargestellt. Es gibt aber viele experimentelle Hinweise auf ein System mit mehreren

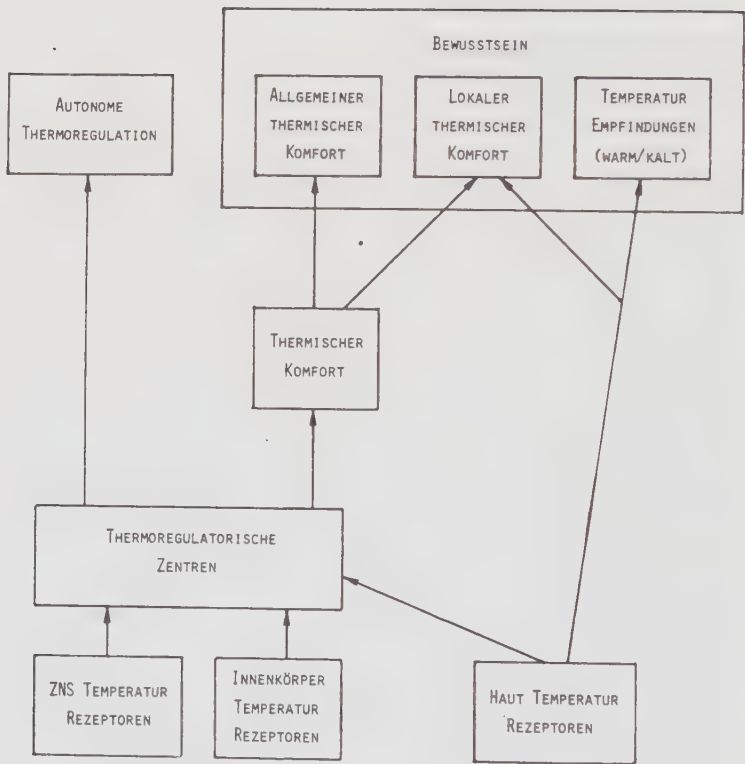


Abb. 4: Möglicher Verarbeitungsverlauf für Information aus Temperaturrezeptoren (abgeändert von Hensel (1981), S. 179).

Zentren, die zum Teil unabhängig von einander und zum Teil hierarchisch funktionieren können (Satinoff 1978, Chatonnet 1983).

(c) Objektdiskriminierung

Temperaturempfindungen sind eine wesentliche Komponente der Sinneseindrücke, die durch das Betasten eines bestimmten Gegenstandes hervorgerufen werden. Diese Empfindungen haben offensichtlich keine wesentliche unmittelbare Rolle für die Thermoregulation (s. oben), und werden eher zusammen mit den optischen und akustischen Eindrücken bei der Schaffung eines Gesamtbildes über die Beschaffenheit und Zustand des Objekts ausgewertet. Die Warm- und Kaltempfindungen können wichtige Information über das Objekt vermitteln. Diese Information betrifft (a) die Temperatur des Objekts und (b) seine Stoffeigenschaften.

Der Mensch lernt als Kind, daß Objekte aus Metall nicht nur schwer, sondern auch kühl sind, und daß Gegenstände aus Holz etwas wärmer zu sein scheinen. Ein völlig unbekanntes Objekt könnte sich kalt anfühlen, weil es kalt ist oder weil es z.B. aus Metall ist. Es gibt also eine mögliche Verwechslung zwischen diesen beiden Eigenschaften des Objekts. Der Mensch kennt normalerweise entweder die Temperatur des Objekts (z.B. Luft- bzw. Zimmertemperatur) oder den Stoff (z.B. das Objekt glänzt und ist schwer). Unter einigen Voraussetzungen wird er damit mindestens theoretisch in die Lage versetzt, entweder bei bekanntem Stoff die Objekttempe-

ratur zu beurteilen oder bei bekannter Objekttemperatur den Stoff zu beurteilen. Die Voraussetzungen sind (a) eine für jeden beliebigen Stoff vollständige Objekttemperaturkonstanz, (b) ein durch die Thermoregulation mehr oder weniger konstant gehaltener Temperaturabstand zwischen Haut und Umgebung, und (c) Erfahrung über die durch verschiedene Stoffe verursachten Empfindungen. Voraussetzung (a) ist für die Objekttemperaturbeurteilung wichtig, und (b) und (c) sind für die Stoffbeurteilung erforderlich.

Es soll hier betont werden, daß die Unterschiede zwischen Objekten hinsichtlich ihrer wärmetechnischen Stoffwerte eine wesentliche Einschränkung der allgemeine Objekttemperaturkonstanz sind. Bei dem Temperatursinn kann die Wahrnehmungskonstanz nur für Objekte des gleichen Stoffs gelten. Dieses Problem wird noch mehrfach in dieser Arbeit zur Sprache kommen.

(d) Schutzfunktion

Temperaturen oberhalb 45°C können die Haut schädigen, und werden auch als schmerzhaft empfunden. Heiße Empfindungen haben daher eine warnende Funktion, auch wenn sie noch nicht schmerzhaft sind. Diese schützende Funktion kann nur auf effiziente Weise ausgeübt werden, wenn die Empfindung von der absoluten Temperatur der Haut oder eines Objekts abhängt.

2.2 Die physikalischen Reizbedingungen

Wenn ein Objekt betastet wird, ist die Haut der Finger, die mit der Oberfläche des Objekts in Kontakt kommt, Leistenhaut. Die Anforderungen an die Temperaturrezeptoren der menschlichen Leistenhaut sind ziemlich hoch. An der Leistenhaut der Fingerbeeren sitzen die Rezeptoren unter einer ungefähr 0,6 mm dicken Schicht schützender, aber verhältnismäßig schlecht leitender Epidermis ⁽⁶⁾, die eine dämpfende Wirkung auf die Übertragung von Temperaturänderungen auf die Rezeptorebene hat. Hensel (1952) hat gefunden, daß bei einem rechteckigen Temperatursprung von z.B. -4°C auf der Hautoberfläche, die mit intrakutanen Thermoelementen gemessene Änderung der Temperatur in 0,5 mm Tiefe nach 4 sec nur -2°C beträgt. Dennoch kann angenommen werden, daß ein brauchbares Urteil über die Temperatur eines Objekts innerhalb kurzer Zeit getroffen werden muß. Dies scheint tatsächlich in der Praxis der Fall zu sein. Versuchspersonen brauchten im Mittel 2,1 sec um verschieden große Temperatursprünge an der Haut zu unterscheiden (Darian-Smith et al. 1973) und nur 0,8 bis 1,3 sec um verschieden temperierte Objekte zu unterscheiden (Pütter 1922). Damit wird das Temperatururteil getroffen lang bevor die Temperatur an der Rezeptorebene ihren neuen Stand erreicht hat. Aus diesen Ergebnissen folgen zwei Fragen, die (a) die sinnesphysiologischen Voraussetzungen für objektive Temperatureaussagen unter solchen kurzen Tastbedingungen, und (b) die tatsächlichen physikalischen Vor-

gänge an der Grenzfläche zwischen Haut und betastetem Gegenstand betreffen.

(a) Sinnesphysiologische Voraussetzungen

Wie kann der Sinnesapparat die objektive Temperatur eines Gegenstandes mitteilen, zu einer Zeit, zu der die Temperatur an der Rezeptorebene noch weit von der des Objekts entfernt ist und auch ständig wechselt? Information allein über die augenblickliche Temperatur der Rezeptoren nützt dem Sinnesapparat offensichtlich wenig in diesem Fall. Aber die Temperatur des Objekts (T_O) kann auch ausgedrückt werden als:

$$T_O = T_A + \Delta T \quad (1)$$

wo T_A die Anfangstemperatur der Haut (die in der Terminologie der Temperaturpsychophysik als Adaptationstemperatur bezeichnet wird) und ΔT der Unterschied zwischen dieser Temperatur und der Objekttemperatur ist. Damit ist eine feste Zuordnung von Empfindungsintensitäten an Objekttemperaturen möglich, wenn der Sinnesapparat gleichzeitig T_A und irgendeine Größe, die proportional zu ΔT ist, kennt. Es ist in erster Linie nicht wichtig, ob dies schon in den Rezeptoren oder erst später der Fall ist. Information über T_A ist in der statischen Antwort der Rezeptoren von vornherein vorhanden. Der Sinnesapparat könnte im Prinzip selbst in den kurzen bei der Objekttemperaturwahrnehmung in Betracht kommenden Zeiträumen auch Information über ΔT haben, wenn für jede Zeit t nach dem Anfang der an der Hautoberfläche durch das

Betasten des Objekts verursachten Temperaturänderung,

$$\Delta T^{**} = f(t) \cdot \Delta T \quad (2)$$

wo ΔT^{**} die Temperaturänderung an der Rezeptorebene ist.

(b) Die Wärmeübertragung

Diese Forderung wird tatsächlich erfüllt. Hensel (1952) zeigte, daß die gemessene intrakutane Temperaturbewegung als Funktion des Orts und der Zeit sehr gut mit der theoretischen Gleichung (Gröber et al. 1955) übereinstimmt ⁽⁷⁾. Wenn die Temperatur an der Hautoberfläche ($x = 0$) um den Betrag ΔT^* springt und dann konstant bleibt, so gilt für die intrakutane Temperaturbewegung in der Tiefe x :

$$\Delta T^{**} = \Delta T^* \cdot G\left(\frac{x}{2\sqrt{at}}\right) \quad (3)$$

wobei ΔT^{**} ($^{\circ}\text{C}$) die Temperaturänderung in der Tiefe x (cm) zur Zeit t (sec) ist und a ($\text{m}^2 \cdot \text{sec}^{-1}$) die Temperaturleitzahl ist. G ist das Gauß'sche Fehlerintegral in der allgemeinen Form:

$$G(z) = \frac{2}{\pi} \int_0^z e^{-\eta^2} d\eta$$

ΔT^* ist überdies unter den erwähnten ⁽⁷⁾ vereinfachenden Voraussetzungen aus den folgenden Gründen proportional ΔT , dem Unterschied zwischen Hauttemperatur und Objekttemperatur. Für das Betasten eines Gegenstandes gibt es einen idealisierten, physikalischen Modellfall (Gröber et al. 1955): zwei einseitig unendlich ausgedehnte Körper von den Tempera-

turen T_A und T_O werden miteinander in Berührung gebracht und gleichen ihre Temperaturen aus. Die beiden Körper haben die Stoffwerte der menschlichen Haut und eines beliebigen Objekts. Nach hinreichend kurzer Zeit verschwindet die Unstetigkeitsstelle an der Berührungsfläche und wird durch ein sehr steiles Temperaturgefälle ersetzt. An der Berührungsfläche selbst stellt sich sofort nach Auflösung der Unstetigkeitsstelle eine feste Temperatur T_M ein, die während der ganzen Dauer des Temperatúrausgleichs unverändert bleibt. Diese Temperatur T_M hängt von dem Verhältnis der beiden Wärmeeindringzahlen b_{Objekt} und b_{Haut} ab:

$$\frac{T_A - T_M}{T_M - T_O} = \frac{b_{\text{Objekt}}}{b_{\text{Haut}}} \quad (4)$$

wobei die Wärmeeindringzahl $b = \sqrt{\lambda c \rho}$, und λ ($\text{W} \cdot \text{m}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) die Wärmeleitzahl, c ($\text{J} \cdot \text{g}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) die spezifische Wärme und ρ ($\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$) die Dichte des Körpers ist. Wenn man ΔT^* und ΔT in Gleichung (4) einsetzt, folgt (8):

$$\frac{\Delta T^*}{\Delta T} = \frac{b_{\text{Objekt}}}{b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Haut}}} \quad (5)$$

und daher mit Substitution in Gleichung (3)

$$\Delta T^{**} = \Delta T \left(\frac{b_{\text{Objekt}}}{b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Haut}}} \right) \cdot G \left(\frac{x}{2\sqrt{at}} \right) \quad (6)$$

Gleichung (6) erfüllt die Bedingungen, die man mit Gleichung (2) gestellt hat. Wenn b_{Haut} und a (die Temperaturleitzahl der Haut) konstant bleiben, hängt die Beziehung zwischen

ΔT^{**} (die Temperaturänderung an der Rezeptorebene) und ΔT (der Temperaturunterschied zwischen Objekt und Haut) nur von b_{Objekt} , von der Tiefe der Rezeptorebene und von der Zeit ab. Für jede gegebene Hautfläche, Objekt und Zeit nach Beginn des Temperatúrausgleichs ist ΔT^{**} proportional zu ΔT .

Kann man diese Gleichung trotz Abweichungen von den idealen Bedingungen im Fall des Betastens eines Gegenstandes anwenden? Die durch die nur endliche tiefen- und flächenmäßige Ausdehnung der Finger und des Objekts bedingte Abweichung ist von vernachlässigbarer Bedeutung in dem kurzen Zeitraum, in dem ein Temperatururteil getroffen wird. Die Bedingung der homogenen Temperaturverteilung wird allerdings auch nicht immer erfüllt. Besonders bei Adaptationstemperaturen, die weit unterhalb der normalen Körpertemperatur liegen, können intrakutane Temperaturgradienten auftreten, deren Auswirkung für die theoretische Behandlung des Problems nicht untersucht worden ist. Dies wird später bei der Interpretation der Ergebnisse der Experimente berücksichtigt.

Nachdem die Bedingungen der Objekttemperaturwahrnehmung den theoretisch idealen Bedingungen nahekommen, kann man einige weitere Schritte unternehmen. Für eine bestimmte Hautfläche (z.B. die der Finger) ist das dritte Multiplikationsglied in Gleichung (6) eine Funktion der Zeit allein und wird im folgenden als $I(t)$ bezeichnet. Substitution von

Gleichung (6) in Gleichung (1) gibt:

$$T_0 = T_A + \frac{\Delta T^{**}}{I(t)} \left(\frac{b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Haut}}}{b_{\text{Objekt}}} \right)$$

oder

$$T_0 = T_A + \frac{\Delta T^{**}}{I(t)} \cdot f(b_{\text{Objekt}}) \quad (7)$$

Ein physiologischer Vorgang, bei dem $\Delta T^{**}/I(t)$ in der Reizverarbeitung ausgewertet werden könnte ist denkbar. Ein schwellenabhängiger Integratormechanismus, der diesen Zweck entsprechen könnte, ist schon von mehreren Autoren postuliert worden (z.B. Järvillehto 1973). Allerdings ist das Problem der Konstanz damit noch nicht gelöst, weil $f(b_{\text{Objekt}})$ auch berücksichtigt werden muß um Gleichung (7) als Modell für die Objekttemperaturkonstanz aufzustellen. Es gilt als höchst unwahrscheinlich, daß der Temperatursinn Information aus den anderen Sinnen über b_{Objekt} in die Reizverarbeitung direkt einsetzen kann. Diese Funktion bleibt damit eine unbekannte Größe. Es ist denkbar, daß sie in der Reizverarbeitung durch eine Konstante k einfach ersetzt wird. Diese Konstante könnte den Wert von $f(b_{\text{Objekt}})$ für einen "Durchschnittsstoff" haben.

Deshalb kommt jetzt, nachdem in Abschnitt 1.2 die Objekttemperaturkonstanz schon auf Objekte des gleichen Stoffs eingeschränkt wurde, eine noch wesentlichere Einschränkung:

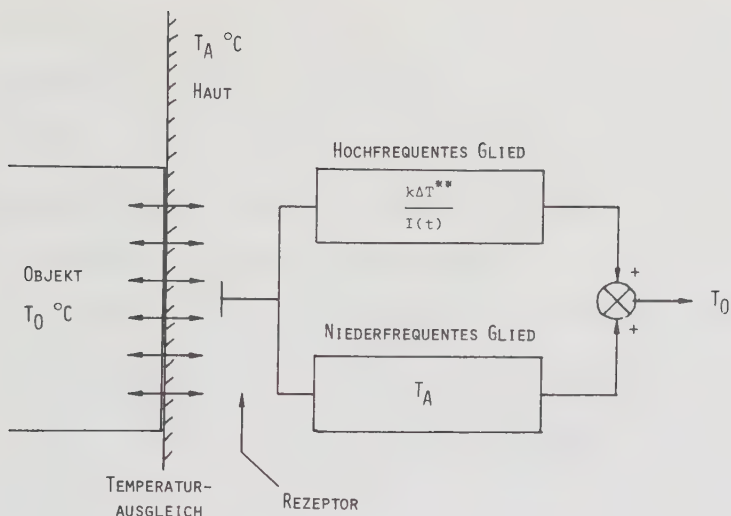


Abb. 5: Ein Modell der Reizverarbeitung, mit dem für einen bestimmten Stoff bei einem entsprechenden Wert von k eine vollständige Objekttemperaturkonstanz ermöglicht wird (weitere Erklärung im Text).

die Objekttemperaturkonstanz kann nur gewährleistet werden für Objekte aus Stoffen mit der selben Wärmeeindringzahl wie die des "Durchschnittsstoffs". Bei anderen Stoffen muß die Objekttemperaturkonstanz entsprechend unvollständig bleiben.

Aus Gleichung (7) bekommt man nach Substitution durch k :

$$T_0 = T_A + \frac{k \cdot \Delta T^{**}}{I(t)} \quad (8)$$

Abbildung 5 zeigt wie ein Modell der Reizverarbeitung nach dieser Gleichung aussehen könnte. Man sieht, daß Rezeptorin-

formation über T_A durch ein niederfrequentes Glied erhalten wird. Hier werden alle hochfrequente Anteile der Rezeptorantwort (die dynamische Antwort) ausgefiltert, so daß nur die der Anfangstemperatur (Adaptationstemperatur) entsprechende statische Antwort zu dem Summationsglied weitergeleitet wird. Rezeptorinformation über ΔT^{**} wird durch ein hochfrequentes Glied erhalten, wo alle niederfrequenten (statischen) Anteile der Rezeptorantwort ausgefiltert werden und $k \cdot \Delta T^{**} / I(t)$ berechnet wird. T_0 ergibt sich durch Summation der Ausgänge der zwei Glieder.

3 Methode

Um die Konstanzleistung der Objekttemperaturwahrnehmung zu untersuchen, muß man die Empfindungen, die durch bestimmte Objekttemperaturen erzeugt werden, bei verschiedenen Adaptationstemperaturen der Haut messen. Jede Objekttemperatur T_O kann in verschiedenen Kombinationen aus der Adaptationstemperatur der Haut T_A und dem Temperaturunterschied zwischen Haut und Objekt ΔT angeboten werden. Bei vollständiger Konstanz der Wahrnehmung, ist die Empfindung für eine bestimmte T_O unabhängig von der Kombination aus T_A und T_O , in der diese T_O zufällig dargeboten wird. Bei völlig fehlender Konstanzleistung könnte die Empfindung sich z.B. nur nach ΔT richten. Es soll hier ganz am Anfang betont werden, daß die Bezeichnung "Adaptationstemperatur" eine über längere Zeit (z.B. 15 min) einwirkende Temperatur voraussetzt.

Die ersten systematischen Versuche, bei denen man in verschiedenen Sinnesmodalitäten überschwellige Empfindungen gemessen hat wurden von Stevens durchgeführt. Seitdem sind mehrere Versuchsmethoden zu diesem Zweck in der Psychophysik entwickelt worden (Stevens 1951). Trotz ihrer Reproduzierbarkeit, haben sie als gemeinsames Merkmal eine sehr breite Streuung der Einzelergebnisse (Stevens 1971). Dies ist insbesondere der Fall bei der eigenmetrischen Schätzung von Temperaturempfindungen. Einige Erfahrungen mit dieser Meßmethode wurden bei Vorversuchen und bei den Kontrollversuchen

gemacht (s. Kapitel 4). Es zeigte sich, daß ein eigenmetrischer Modulus, der die Äquivalenz zwischen bestimmten Temperaturempfindungen und Zahlen festsetzte, von den Versuchspersonen für die 15 bis 30 Minuten, die für die Adaptation an eine neue Temperatur nötig sind, nur schwer festgehalten werden konnte. Ein zuverlässiger Vergleich zwischen den bei unterschiedlichen Adaptationszuständen erzeugten eigenmetrischen Schätzungen war deshalb nicht möglich.

Ein alternatives Vorgehen konnte direkt aus dem Dreischalen Versuch entwickelt werden. Wenn die beiden Hände als zwei Reizflächen benutzt werden, können sie unterschiedlich adaptiert werden. Bei Kontrollversuchen (s. Abschnitt 4.4) wurde festgestellt, daß der Adaptationszustand einer Hand keine Auswirkung auf die Empfindungen an der kontralateralen Hand hat. Deshalb kann man die beiden Hände auch unabhängig von einander adaptieren lassen. Man kann also untersuchen, ob die beim Berühren eines Gegenstandes entstehenden Temperaturempfindungen an beiden Händen gleich sind oder sich unterscheiden lassen. Man kann aber auch zwei Objekttemperaturen aussuchen, die bei unterschiedlichen Adaptationstemperaturen der beiden Hände als gleich empfunden werden. Dies ist ein für die Psychophysik typisches Abgleichsverfahren, bei dem zwei Parameter variiert werden können. Um für die hier besprochene Fragestellung verwendbare Ergebnisse zu bekommen, hält man bei einer Hand (der Abgleichshand) immer die selbe Adaptationstemperatur T_{Aa} fest, während in verschiedenen Versuchen die Adaptationstemperatur T_{Ap} an der

anderen Hand (der Prüfhand) variiert wird. Bei jedem Versuch werden (in einzelnen Tests) Prüftemperaturen T_{Op} an der Prüfhand angeboten; die Versuchsperson stellt dann für jede Prüftemperatur die Temperatur an der Abgleichshand (T_{Oa}) so ein, daß die Temperaturen an den beiden Händen als gleich empfunden werden.

Dieses Verfahren stellt einige Anforderungen an den Versuchsapparat, insbesondere in Bezug auf die Herstellung der Abgleichstemperaturen. Die Temperatur eines Objekts läßt sich nicht wie ein Ton oder ein Lichtfleck sofort auf ein beliebiges Niveau einstellen. Deshalb mußte ein kontinuierlicher Temperaturgradient hergestellt werden, der alle benötigten Abgleichstemperaturen zur Verfügung stellte.

3.1 Apparat

Der Temperaturgradient wurde erzeugt mit einer Aluminiumsäule (Legierung Al/Cu/Mg/Pb) (Abb. 6). Die Wärmeleitfähigkeit der Legierung war $147 \text{ W.m}^{-1}.\text{°C}^{-1}$ (9). Diese Temperatursäule war 900 mm hoch und von quadratischem Querschnitt (Kantenlänge 100 mm). Die Temperaturen an den beiden Enden wurden durch Wärmeaustausch mit Wasser aus zwei thermostatisch betriebenen Wasserbädern konstant gehalten. Der Wärmeaustausch fand an Labyrinth, die an jedem Ende der Säule ausgebohrt wurden, statt. Dadurch wurde die effektive Länge des Gradienten auf 700 mm verringert. Die Säule wurde senk-

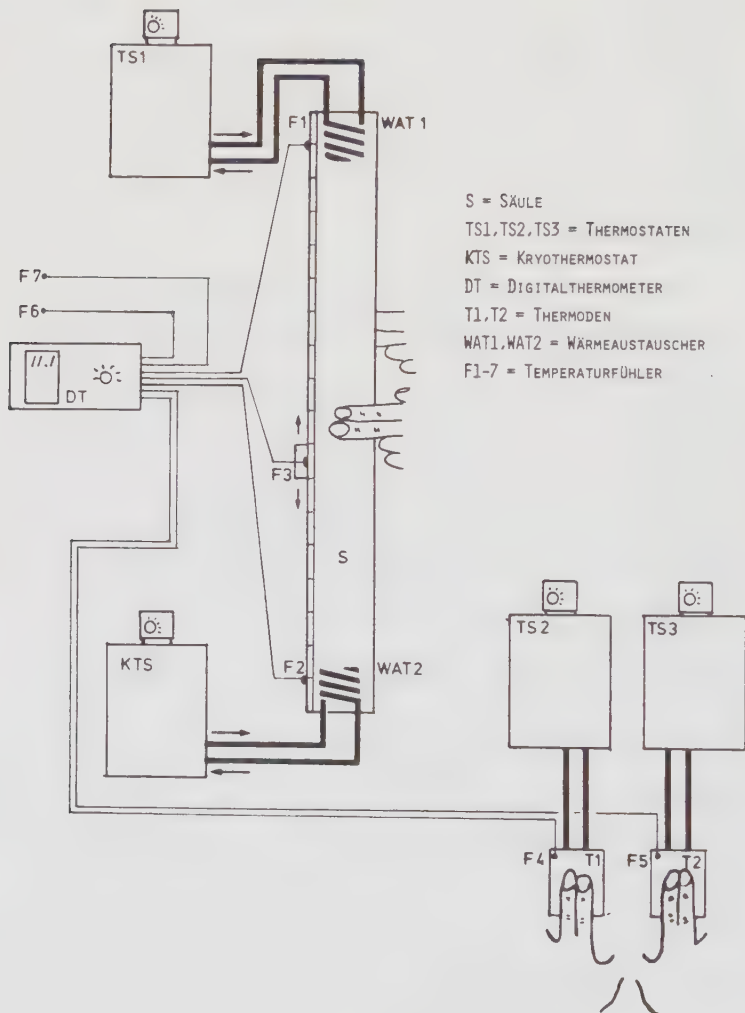


Abb. 6: Apparat zur Herstellung eines Objekttemperaturkontinuums an der Temperatursäule.

recht so aufgestellt, daß die höchste Temperatur des Gradienten am oberen Ende war.

Die Thermostaten (MGW-Lauda, Typ MT) hatten einen erlaubten Betriebsbereich von -20°C bis 100°C , und eine Temperaturkonstanz von $0,1^{\circ}\text{C}$ (halbe Schwankungsbreite bei 70°C). Die verhältnismässig schwache Heizleistung (bis zu $1,0\text{ kW}$) und der niedrige Förderdruck ($0,15\text{ bar}$) der Thermostatenpumpe, mit der das Wasser durch die Wärmeaustauscher der Säule getrieben wurde, führten zu langen Aufwärmzeiten (bis 4 Stunden), hatten aber keine Wirkung auf die Stabilität des Gradienten. Der Arbeitsbereich des an dem warmen Ende der Säule angeschlossenen Thermostats wurde unten durch die Zimmertemperatur eingegrenzt. Der Arbeitsbereich des an dem kalten Ende angeschlossenen Thermostats wurde durch die Anwendung eines Eintauchkühlers (MGW-Lauda, Typ ETK 30) nach unten bis 0°C erweitert.

Die Steilheit des Temperaturgradienten an der Säule wird in erster Linie von der Wärmeleitzahl und von der in der Zeiteinheit durch seine Querschnittsfläche fließenden Wärmemenge bestimmt. Die Obergrenze für letztere hängt unter idealen Bedingungen (völlig isolierte Säulenoberfläche) nur von der maximalen Heizleistung beziehungsweise Kühlleistung der an dem oberen und unteren Ende angeschlossenen Thermostaten ab. Unter den in diesem Versuch eingesetzten Temperaturbedingungen war die maximale Kühlleistung ($0,12\text{ kW}$ bei 10°C) des unteren Thermostats der bestimmende Faktor. Aus

der Gleichung für den Wärmestrom,

$$\frac{Q}{t} = - \lambda F \frac{dT}{dx} \quad (9)$$

wobei Q/t (W) der Wärmestrom, λ ($\text{W} \cdot \text{m}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) die Wärmeleitzahl, F (m^2) die durchströmte Querschnittsfläche und dT/dx ($^\circ\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$) der Temperaturgradient ist, ergibt sich durch Substitution (10) für den Temperaturgradienten an der Säule der Wert von $81,9 \text{ } ^\circ\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$. Mit einer effektiven Länge der Temperatursäule von 700 mm erlaubt dieser Gradient die gleichzeitige Erzeugung von Temperaturen in einem Bereich von insgesamt 57°C . Die tatsächliche Leistung des Apparats war wegen der zusätzlichen Wärmebelastungen, die auf den Apparat einwirkten etwas kleiner. Wärmebelastung des Kühlkreises wurde durch eine möglichst vollständige Isolierung mit Styropor begrenzt, aber der Wärmeaustausch durch Strahlung und Konvektion an der Säulenoberfläche war unter normalen Versuchsbedingungen nicht zu verhindern. Die maximale erreichte Ausdehnung des Temperaturbereichs war 40°C bei einer unteren Temperatur von 20°C . Bei einer unteren Temperatur von 11°C war sie nur 35°C .

Zur Kontrolle der Temperaturen an der Säule wurde ein digital-elektronisches Temperatur-Meßgerät benutzt. Durch einen Meßstellen-Umschalter konnte das Gerät zwischen mehreren Temperaturfühlern, die an verschiedenen Stellen der Säule angebracht wurden, umgeschaltet werden. Säulentemperaturen wurden immer in 25 mm Abstand an der senkrechten Kante

der Säule gemessen. Die Fühler waren NTC-Thermistoren mit einer Einstellzeit T_{90} von 5 sec, die auf Metallplättchen von 5 mm Durchmesser montiert waren. Die Meßgenauigkeit war $0,1^{\circ}\text{C}$ in dem Bereich 15°C bis 44°C . Außerhalb dieses Bereichs waren Abweichungen von bis zu $0,4^{\circ}\text{C}$ möglich. Die Abweichungen waren noch größer unterhalb 10°C und oberhalb 50°C . Diese Fühler wurden auch zur Kontrolle der Haut- und Thermodentemperaturen (s. unten) angewendet.

Für die Versuche wurde ein Temperaturbereich von 10°C bis 47°C gewählt. Dieser Bereich überschreitet an seinem oberen Ende schon die Schmerzschwelle. Am unteren Ende, bei Temperaturen unter 10°C , war die Oberfläche der Temperatursäule oft mit Kondenswasser beschlagen. Wenn eine bestimmte Temperatur schmerzhaft war oder das Beschlagen der Säule verursachte, entfiel sie für die Messung. Der Temperaturbereich war deshalb durch Faktoren, die nicht direkt zu dem Versuch gehören, eingegrenzt. Bei Vorversuchen stellte es sich heraus, daß der Gradient an der Temperatursäule bei gleichbleibender Lufttemperatur nach anfänglicher Einlaufzeit so stabil war, daß bei der gegebenen Meßtechnik und unter gleichbleibenden Bedingungen der Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit keine Schwankungen zu messen waren. Die Steilheit dT/dx des Gradients war überall gleich auf der Säule, solange kein Wärmeaustausch an der Säulenoberfläche möglich war. Aber unter den Versuchsbedingungen (unbedeckte Oberfläche) variierte die Steilheit des Gradients zwischen $48^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ am wärmeren, oberen Ende der Temperatursäule und

$41\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ am unteren Ende. Diese variierende Steilheit wurde natürlich in der am Anfang der Versuchsreihe aufgenommenen Eichkurve berücksichtigt.

An der Temperatursäule konnte die Versuchsperson mit den Fingern ihrer unterschiedlich adaptierten Hände die Temperaturen T_{Op} und T_{Oa} aufsuchen, die als gleich empfunden wurden. Dabei wurden eigentlich "Temperatur-Orte" auf der Säule gesucht, d.h. Orte von bestimmten Temperaturen. Wegen der während der gesamten Versuchsreihe unveränderten Temperaturverteilung, wurden die Temperaturen an den Orten, wo die Versuchsperson ihre Finger ansetzte, während des Versuchs nicht direkt gemessen. Stattdessen wurden die Temperatur-Orte anhand eines an der Säulenkante befestigten Millimetermaßstabs gemessen. Aus den Temperatur-Orten konnten die tatsächlichen Temperaturen durch eine Eichkurve gewonnen werden. Die in Abb. 7 aufgetragene Eichkurve wurde am Anfang der Versuchsreihe aus Temperaturmessungen in 50 mm Abständen entlang der Säule gewonnen. Der Gradient zeigte eine geringfügige Abweichung von der Linearität. Die Temperatur am Mittelpunkt der Säule (Temperatur-Ort = 450 mm) war $1,15^{\circ}\text{C}$ niedriger als der Mittelwert aus den Temperaturen an den Temperatur-Orten 50 mm ($46,1^{\circ}\text{C}$) und 850 mm ($10,8^{\circ}\text{C}$). Da eine lineare Interpolation zwischen den einzelnen Meßpunkten der Eichkurve einen maximalen Fehler von weniger als $0,05^{\circ}\text{C}$ bedeutete, konnte die Eichkurve unmittelbar für das Ablesen der Temperaturen aus den Abgleichungen benutzt werden. Die Richtigkeit der Eichkurve wurde während jedes Versuchs an-

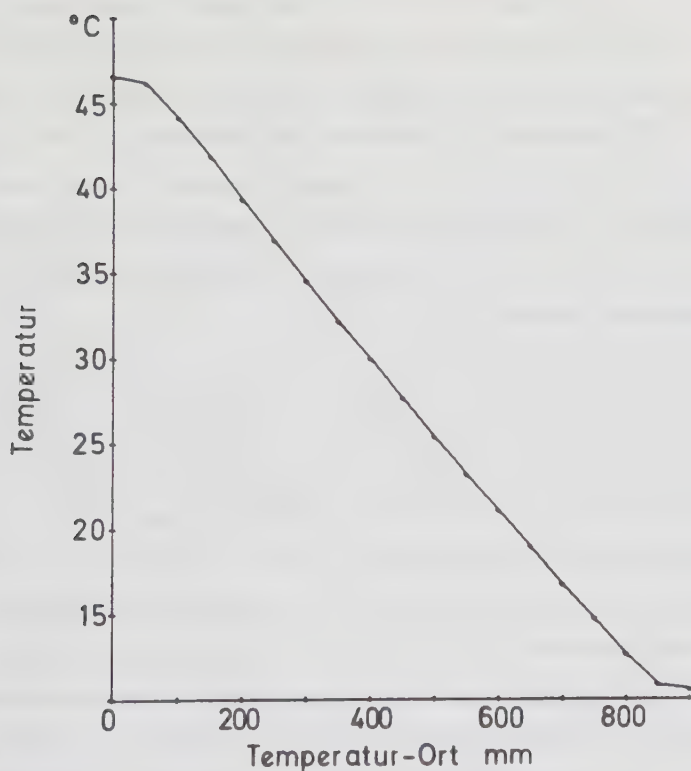


Abb. 7: Die an der Temperatursäule gemessene Eichkurve. Die Ordinate zeigt die Temperatur von 19 in 50 mm Abstand voneinander gemessenen Temperatur-Orten.

hand zweier an den Temperatur-Orten 50 mm und 850 mm festgeklebten Temperaturfühler laufend geprüft. Damit konnten Temperaturschwankungen an der Säule während einzelner Versuche oder von Versuch zu Versuch genau kontrolliert werden.

Auch die Lufttemperatur wurde laufend gemessen. Die mittlere Lufttemperatur war während der Versuche $23,9^{\circ}\text{C}$. Bei sommerlichen Wetterbedingungen war es manchmal notwendig, ein Kälteaggregat einzusetzen, um das Ansteigen der Lufttemperatur zu verhindern. Die Luftfeuchtigkeit wurde nicht kontrolliert. Eine gewisse Stetigkeit der Luftbedingungen wurde durch das Aufstellen des Apparats in einem grossen Versuchsraum erreicht.

Die Hautfläche, die bei den Versuchen gereizt wurde, war die Volarfläche der Mittel- und Endglieder der Zeige- und Mittelfinger. Diese Hautfläche wurde an jeder Hand durch Auflegen auf eine wasserdurchströmte Thermode auf eine bestimmte Adaptationstemperatur gebracht (Abb. 6). Die aus Messing bestehende Deckplatte der Thermode war 100 mm lang und 80 mm breit, und 0,5 mm dick. An der für die Abgleichs- hand vorgesehenen Thermode wurde die Adaptationstemperatur mit Hilfe eines Thermostats (Haake) immer bei $T_{\text{Aa}} = 32^{\circ}\text{C}$ gehalten. Die Adaptationstemperatur an der anderen, für die Prüfhand vorgesehenen Thermode konnte zwischen $T_{\text{Ap}} = 15^{\circ}\text{C}$ und $T_{\text{Ap}} = 40^{\circ}\text{C}$ variiert werden. Bei Adaptationstemperaturen unter Zimmertemperatur wurde ein Kryothermostat (Jumo) angewendet, bei anderen Temperaturen ein Thermostat von dem selben Bautyp wie der an der Temperatursäule eingesetzte. Die Temperaturen wurden direkt an den Oberflächen der Thermoden mit dem gleichen Temperaturmeßgerät und Typ von Temperaturfühler gemessen, die bei der laufenden Kontrolle der Endtemperaturen der Temperatursäule angewendet wurden.

Ein weiterer Temperaturfühler wurde immer an die Fingerbeere des kleinen Fingers der Prüfhand geklebt, um auf dieser Weise Auskunft über vasomotorische Schwankungen der ganzen Hand zu bekommen. Es war ein grosser Vorteil der Einschränkung der Reizfläche auf nur zwei Finger, daß die vasomotorische Auswirkungen von länger andauernden niedrigen Adaptationstemperaturen, die sonst bei größeren Flächen sehr ausgeprägt und manchmal unangenehm werden können, mehr oder weniger ausblieben. Die Lewis Reaktion, ein bei Adaptation der Haut der ganzen Hand an eine Temperatur von 15°C manchmal hervortretender Wechsel zwischen stark verengten und stark erweiterten Blutgefäßen, wurde nicht beobachtet.

Die Temperatursäule, die dazugehörenden Thermostaten und das Temperaturmeßpult wurden in einem Holzrahmen untergebracht und auf einer Weise aufgestellt, die den Versuchspersonen erlaubte, beide Seiten der Säule mit ihren Fingern unbehindert zu betasten. Die beiden Adaptationsthermoden standen neben der Versuchsperson auf zwei Tischen. Die der Versuchsperson zugekehrte Seite der Säule war blank außer einer Reihe von Strichen an der linken Kante. Die Striche markierten die Temperatur-Orte für die Prüftemperaturen, bei denen gemessen wurde (s. unten). Ein von dem Versuchsleiter bewegter Zeiger zeigte der Versuchsperson an welchem Strich sie die beiden Finger ihrer Prüfhand ansetzen sollte. Die Finger der Abgleichshand mußten dann von der Versuchsperson an einer Stelle an der rechten Seite der Säule angelegt werden, bei der die gleiche Empfindung zu finden war. Wenn

die Versuchsperson sagte, daß die Empfindungen an beiden Händen gleich waren, konnte der Versuchsleiter diese Stelle mit Hilfe des an der rechten, hinteren Kante angebrachten Millimetermaßstabes ablesen.

3.2 Versuchsdurchführung

Die vier männlichen und fünf weiblichen Versuchspersonen waren Studenten an der Universität in Mainz, im Alter von 21 bis 32 Jahren, ohne frühere Erfahrung als Versuchspersonen. Sie wurden für ihre Versuchsaufgaben nicht trainiert, aber sie hatten vor ihrem ersten Versuchstag Gelegenheit, sich mit der Temperatursäule und der Versuchstechnik vertraut zu machen. Jede der neun Versuchspersonen nahm teil an sechs Versuchen, die an verschiedenen Tagen gemacht wurden. Ein Versuch dauerte eine Stunde.

Bei jedem von diesen sechs Versuchen wurde die Adaptationstemperatur T_{Ap} an der Prüfhand ⁽¹¹⁾ anders eingestellt. Die sechs Adaptationstemperaturen die auf dieser Weise untersucht wurden waren 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, und 40°C. Niedrigere Adaptationstemperaturen wurden nicht untersucht, weil die Adaptationsthermode mit Kondenswasser beschlagen wurde, und Adaptationstemperaturen höher als 40°C vermieden wurden, um die Versuchspersonen vor schmerzhaften Empfindungen zu bewahren. Die Adaptationstemperatur T_{Aa} der Abgleichshand war immer 32°C. Am Anfang jedes Versuchs setzte sich die Versuchsperson auf einen Stuhl vor der Tem-

peratursäule und legte die Zeige- und Mittelfinger der rechten Hand auf die für die Abgleichshand vorgesehene Adaptationsthermode, und die gleichen Finger der linken Hand auf die für die Prüfhand vorgesehene Thermode. Die Finger ruhten an diesen Stellen für eine anfängliche Adaptationszeit von 15 min. Die Ellenbogen wurden durch Polster gestützt, um Ermüdung durch eine unbequeme Körperhaltung zu vermeiden. Den Versuchspersonen wurden die Adaptationstemperaturen nicht mitgeteilt.

Jeder Versuch setzte sich aus 18 oder 20 Tests an der Temperatursäule zusammen. Bei den Tests handelte es sich um 9 oder 10 verschiedene Prüftemperaturen T_{Op} . 9 Temperaturen wurden bei allen Adaptationstemperaturen eingesetzt: 12°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, 37°C, 40°C und 42°C. Wegen der engeren Besetzung des Empfindungskontinuums durch die Temperaturskala in dem warmen Bereich, wurden die Abstände zwischen den Prüftemperaturen bei höheren Temperaturen kleiner gemacht. Eine Prüftemperatur zwei Grad höher als die Adaptationstemperatur wurde auch immer eingesetzt, weil Versuche angedeutet hatten, daß bei dieser Temperatur eine Unstetigkeit in dem Verlauf der Reiz-Empfindungs Kurve ist (s. auch Kapitel 4). Bei den oberen zwei Adaptationstemperaturen war diese Temperatur in der Reihe schon vorhanden (s. oben), aber bei den anderen mußte eine zehnte Prüftemperatur eingesetzt werden. Jede Prüftemperatur wurde insgesamt zweimal angeboten, indem man alle Prüftemperaturen in zwei aufeinanderfolgenden Durchgängen in zufälliger Folge zusammen-

stellte.

Am Anfang des Versuchs wurden Lufttemperatur, Endtemperaturen der Temperatursäule, Oberflächentemperaturen der Adaptationsthermoden und Hauttemperatur an der Fingerbeere des kleinen Fingers kontrolliert. Jede der anschließenden Tests hatte den gleichen Ablauf. Der Versuchsleiter setzte den Zeiger auf der Säule an den Strich, der den Temperatur-Ort für die Prüftemperatur angab. Die tatsächliche Temperatur dieses Orts wurde der Versuchsperson nicht mitgeteilt. Anschließend nahm die Versuchsperson beide Hände von den Adaptationsthermoden weg und begann sofort eine passende Abgleichstemperatur aufzusuchen. Mit den beiden Fingern der Prüfhand berührte sie für zwei oder drei Sekunden die Säule an dem angezeigten Strich. Dabei mußte der Strich an der Säule gerade zwischen den Fingern liegen und die Finger senkrecht zur Kante der Säule angesetzt werden. Gleichzeitig betastete sie auf ähnliche Weise mit den Fingern der Abgleichshand verschiedene Stellen auf der anderen Seite der Säule und versuchte den passenden Abgleichs-Ort zu finden. Bei diesem Abgleichsvorgang war es wichtig, daß die Finger nur für kurze Zeit auf der Säule ruhten, und immer wieder abgehoben und wieder angesetzt wurden ⁽¹²⁾. Die Versuchspersonen, die diese Technik am besten beherrschten, konnten die Abgleichs-Orte am schnellsten finden und ihre Ergebnisse waren besonders reproduzierbar.

Nachdem die Versuchsperson erklärt hatte, daß sie mit dem aufgesuchten Abgleichs-Ort zufrieden war, wurde dieser

Ort mit Bezug auf eine gedachte, zwischen den beiden Fingern liegende Linie am Millimetermaßstab abgelesen. Anschließend setzte die Versuchsperson die Finger beider Hände für zwei Minute wieder auf die Adaptationsthermoden. Nach dieser kurzen Adaptationszeit wurde die nächste Test mit einer neuen Prüftemperatur unternommen. Wenn die Versuchsperson bei einer Test innerhalb angemessener Zeit (10 bis 15 sec) keine Entscheidung treffen konnte, wurde die Test nach 2 Minuten Adaptationszeit wiederholt.

Am Ende des Versuchs wurden die Endtemperaturen der Säule, die Temperaturen der Adaptationsthermoden, die Lufttemperatur und die Hauttemperatur des kleinen Fingers der Prüfhand wieder kontrolliert.

Aus den insgesamt 54 Versuchen (6 für jede der 9 Versuchspersonen) gab es für jede Kombination aus Adaptations-temperatur und Prüftemperatur 18 Werte (2 von jeder Versuchsperson) für den am Millimetermaßstab abgelesenen Abgleichstemperatur-Ort. Insgesamt waren es 1044 Messungen. Die Umwandlung der Abgleichstemperatur-Orte in Temperaturen anhand der Eichkurve wurde mit Hilfe eines Rechners durchgeführt. Die Ergebnisse aus den einzelnen Versuchen wurden in der Form einer Tabelle mit T_{Op} und die dazugehörenden Werte für die Abgleichstemperatur T_{Oa} , für ΔT_p (dies ist gleich $T_{Op} - T_{Ap}$), für ΔT_a (dies ist gleich $T_{Oa} - T_{Aa}$), und für f ausgedruckt. f , der Konstanzfehler in °C, ist der Unterschied zwischen T_{Op} und T_{Oa} .

4 Ergebnisse

Alle Versuchspersonen konnten die Abgleichungen ohne Schwierigkeiten durchführen. Die Zeit, die für jede Abgleichung in Anspruch genommen wurde, lag zwischen 5 und 15 sec. Zwei Versuchspersonen klagten lediglich, daß sie manchmal innerhalb eines bestimmten (für jede Versuchsperson anderen) Temperaturbereichs das Gefühl für die Temperaturunterschiede an der Abgleichshand verloren hatten. Bei manchen Versuchspersonen waren die Ergebnisse auch besser reproduzierbar als bei anderen. Große Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchspersonen hinsichtlich des Ausmaßes der Empfindungsadaptation an den Adaptationsthermoden wurden auch beobachtet. Manche Versuchspersonen merkten nach 15 min Adaptationszeit höchstens eine kleine Änderung der Warm- oder Kaltempfindung, während bei anderen Versuchspersonen die Empfindung fast verschwand. Entsprechende Unterschiede waren auch in den Abgleichsergebnissen zu sehen. Die wesentlichen Merkmale der im folgenden beschriebenen Ergebnisse waren aber die gleichen bei allen Versuchspersonen.

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse zuerst unter Berücksichtigung der Frage der Konstanzleistung dargestellt. Anschließend werden die Ergebnisse so präsentiert, daß man auch Schlüsse über adaptierte (statische) Empfindungen ziehen kann. Im darauffolgenden Abschnitt wird die statistische Behandlung der Ergebnisse beschrieben, und zuletzt werden

T _{Op}	Adaptationstemperatur (T _{Ap})					
	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C	40°C
12°C	16,0 (2,8)	14,0 (2,8)	12,6 (1,5)	12,6 (1,2)	12,2 (1,3)	13,7 (2,1)
15°C	23,0 (3,4)	18,0 (3,0)	15,1 (1,6)	15,2 (1,7)	15,1 (1,7)	16,0 (2,6)
17°C	24,5 (3,3)	-	-	-	-	-
20°C	28,7 (2,4)	25,0 (2,6)	21,2 (1,7)	19,9 (1,5)	19,7 (1,6)	20,6 (2,1)
22°C	-	28,0 (2,7)	-	-	-	-
25°C	31,6 (1,9)	30,2 (2,1)	27,6 (1,5)	25,3 (1,1)	24,7 (1,2)	24,7 (2,0)
27°C	-	-	30,5 (1,8)	-	-	-
30°C	33,4 (1,0)	33,4 (0,8)	33,1 (1,3)	30,7 (0,9)	28,9 (0,7)	28,0 (0,7)
32°C	-	-	-	33,2 (0,7)	-	-
35°C	35,8 (2,0)	35,8 (1,4)	36,6 (1,0)	35,1 (0,8)	33,5 (0,8)	31,4 (1,3)
37°C	37,3 (1,8)	37,5 (1,7)	38,3 (0,9)	37,3 (0,8)	36,3 (1,2)	33,0 (1,6)
40°C	39,4 (2,4)	39,2 (1,7)	40,2 (1,0)	40,4 (0,8)	40,2 (1,2)	37,6 (1,4)
42°C	41,7 (2,6)	40,6 (1,6)	41,6 (1,4)	41,9 (0,7)	42,0 (1,4)	39,8 (1,1)

Tabelle 1

Mittelwerte und Standardabweichungen (in Klammern) der Abgleichstemperaturen T_{Oa} für die untersuchten Kombinationen von T_{Ap} und T_{Op} .

einige Kontrollversuche und ihre Ergebnisse geschildert. Im folgenden beziehen sich die verschiedene Symbole für Variablen, z.B. T_{Op} , ΔT_a , u.s.w. immer auf den Mittelwert des ganzen Versuchspersonenkollektivs, wenn nicht anders vermerkt wird.

4.1 Die Konstanzleistung

In Tabelle 1 stehen die Ergebnisse (Mittelwerte des ganzen Versuchspersonenkollektivs) der Versuche. In dieser Tabelle sind die Abgleichstemperaturen T_{Oa} für verschiedene Kombinationen aus Adaptationstemperatur der Prüfhand T_{Ap} (Spalten) und Prüftemperatur T_{Op} (Reihen) eingetragen. Die sechs Adaptationstemperaturen stehen oben, und die Prüftemperatur steht links an jeder Reihe. In Klammern neben jeder Abgleichstemperatur steht die Standardabweichung der achtzehn einzelnen Abgleichungen von diesem Mittelwert.

Abbildung 8 zeigt als Beispiel in schematischer Form die Ergebnisse bei einer Adaptationstemperatur T_{Ap} von 20°C . An der linken Seite der Säule sind die Prüftemperaturen T_{Op} , an der rechten Seite die Abgleichstemperaturen T_{Oa} . Die Paare aus Prüftemperatur und entsprechender Abgleichstemperatur werden mit Linien verbunden. Zuerst fällt auf, daß es offensichtlich keine vollständige Konstanzleistung gibt. Diese war auch nicht zu erwarten (s. Einleitung). Es zeigt sich aber ferner, daß der Konstanzfehler (der Unterschied zwischen Prüftemperatur und entsprechender Abgleichstempera-

tur) sehr variabel ist. Bei einigen Prüftemperaturen fällt er auf Null zurück (vollständige Konstanz), bei anderen kehrt er sogar sein Vorzeichen um.

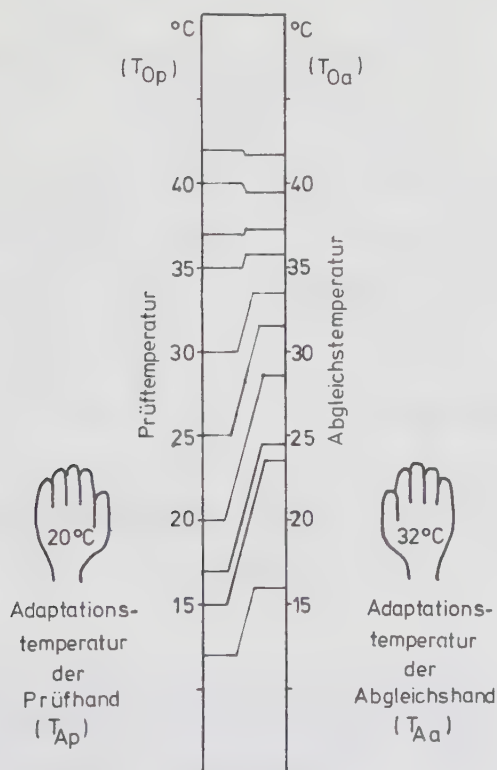


Abb. 8: Prüftemperaturen T_{Op} und entsprechende Abgleichstemperaturen T_{Oa} bei einer Adaptationstemperatur der Prüfhand von $T_{Ap} = 20^{\circ}\text{C}$ und der Abgleichshand von $T_{Aa} = 32^{\circ}\text{C}$ (für weitere Einzelheiten siehe Text).

Abbildung 9 (a - f) macht die Auswirkung der Adaptationstemperatur und der Prüftemperatur auf die von den Versuchspersonen gemachten Abgleichungen in quantitativer Hinsicht etwas anschaulicher. Auf der Abszisse steht die Prüftemperatur T_{Op} und auf der (linken) Ordinate die Abgleichstemperatur T_{Oa} . Die Kurven zeigen für jede Prüftemperatur die entsprechende Abgleichstemperatur. Die zusätzliche Ordinate auf der rechten Seite wird erst später besprochen. Die gewählte Darstellungsweise hat den Vorteil, daß die theoretischen, idealen Kennlinien für vollständige Konstanz der Objekttemperaturwahrnehmung ($c = 1$) und für Wahrnehmung des Temperaturunterschieds zwischen Objekt und Haut allein ($c = 0$) sich leicht eintragen lassen. c , das Maß für die Konstanzleistung, wird an einer anderen Stelle (s. unten) definiert. Für die Kennlinie $c = 1$ gilt $T_{Oa} = T_{Op}$, d.h. eine Gerade mit Steigung 45° . Für die Kennlinie $c = 0$ gilt $\Delta T_a = \Delta T_p$, wobei

$$\Delta T_a = T_{Oa} - T_{Aa}$$

und

$$\Delta T_p = T_{Op} - T_{Ap},$$

was eine parallel zu der $c = 1$ Kennlinie verlaufende Gerade ergibt, die um $T_{Ap} - T_{Aa}$ entlang der Abszisse verschoben ist. Bei $c = 0$ hängt die Empfindung nur von dem Temperaturunterschied zwischen Haut und Objekt ab.

Alle sechs in Abb. 9 (a - f) dargestellten Meßkurven haben ähnliche Merkmale. Für alle Adaptationstemperaturen liegen die Kurven bei hohen und niedrigen Prüftemperaturen

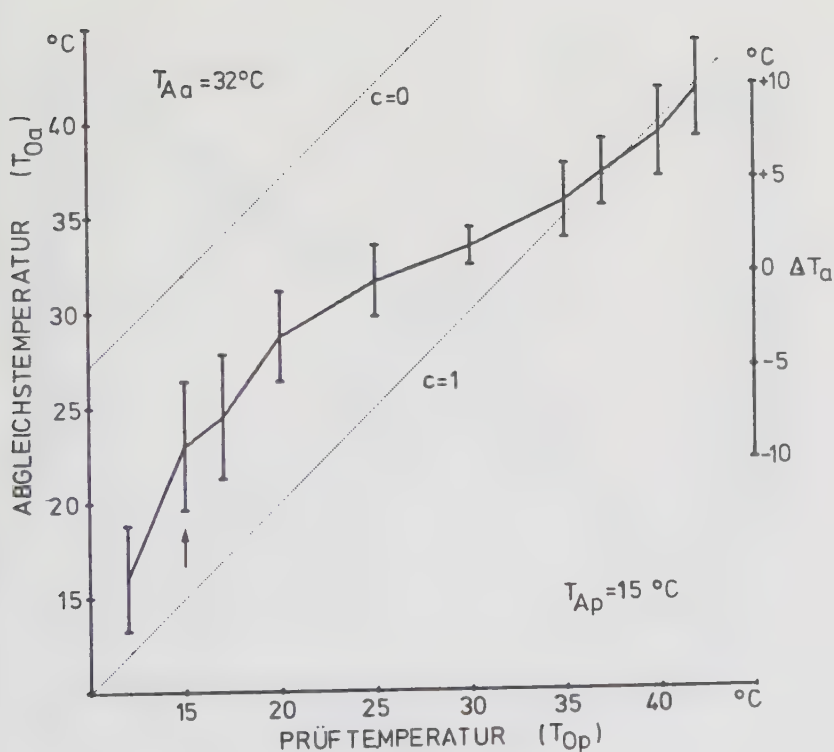


Abb. 9 (a): Prüftemperaturen mit ihren jeweiligen Abgleichstemperaturen für eine Adaptationstemperatur der Prüfhand (T_{Ap}) von 15°C. Gestrichelte Gerade zeigen zwei Idealfälle: Im ersten Fall hängt die Empfindung nur von der Temperaturänderung ($c = 0$), im zweiten nur von der Objekttemperatur ab ($c = 1$). Fehlerbalken zeigen Standardabweichungen der einzelnen Abgleichungen. Die rechte Ordinate zeigt ΔT_a , den Unterschied zwischen T_{Aa} und der Abgleichstemperatur. Der Pfeil zeigt jene Prüftemperatur, die gleich der Adaptationstemperatur der Prüfhand ist.

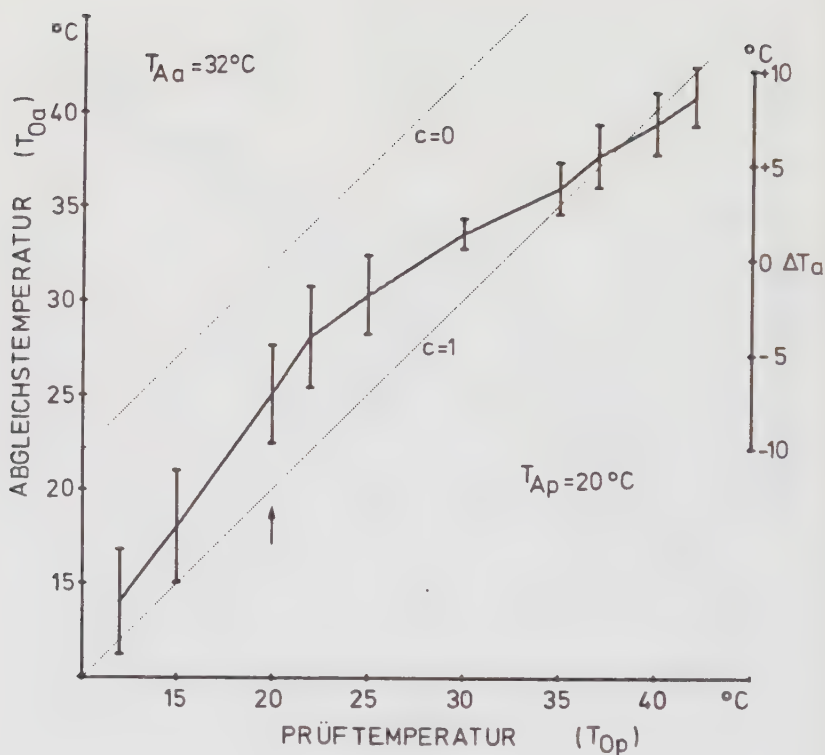


Abb. 9 (b): Prüftemperaturen mit ihren jeweiligen Abgleichstemperaturen für eine Adaptationstemperatur der Prüfhand (T_{Ap}) von 20°C . Beschriftung wie in (a).

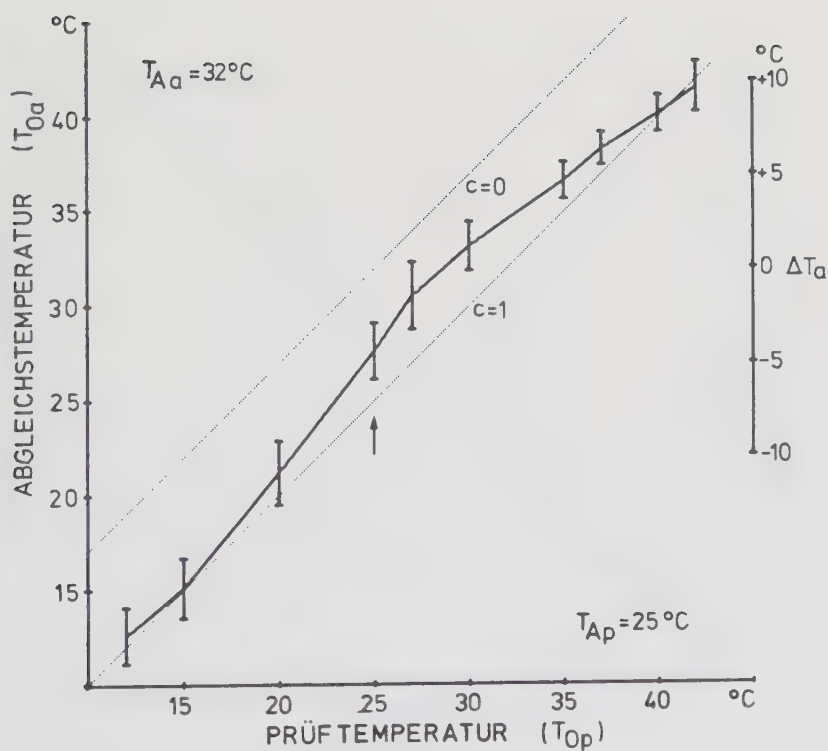


Abb. 9 (c): Prüftemperaturen mit ihren jeweiligen Abgleichstemperaturen für eine Adaptationstemperatur der Prüfhand (T_{Ap}) von 25°C . Beschriftung wie in (a).

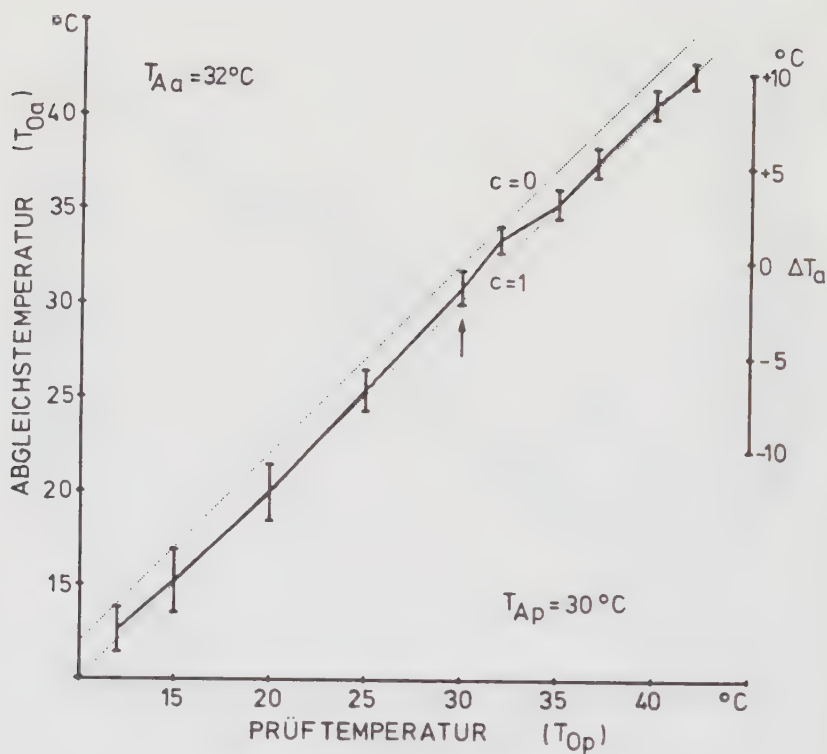


Abb. 9 (d): Prüftemperaturen mit ihren jeweiligen Abgleichstemperaturen für eine Adaptationstemperatur der Prüfhand (T_{Ap}) von 30°C. Beschriftung wie in (a).

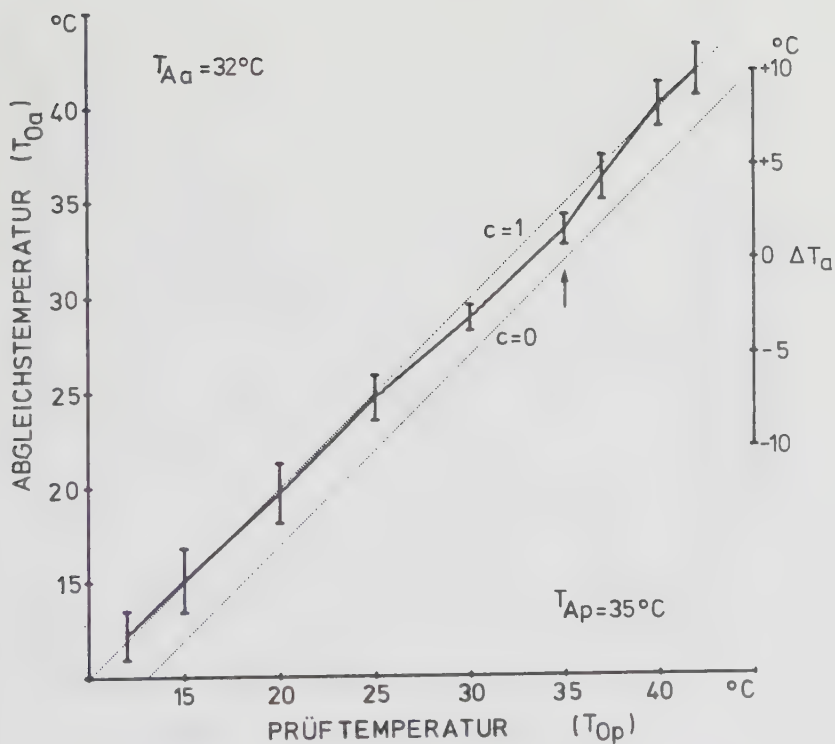


Abb. 9 (e): Prüftemperaturen mit ihren jeweiligen Abgleichstemperaturen für eine Adaptationstemperatur der Prüfhand (T_{Ap}) von 35°C . Beschriftung wie in (a).

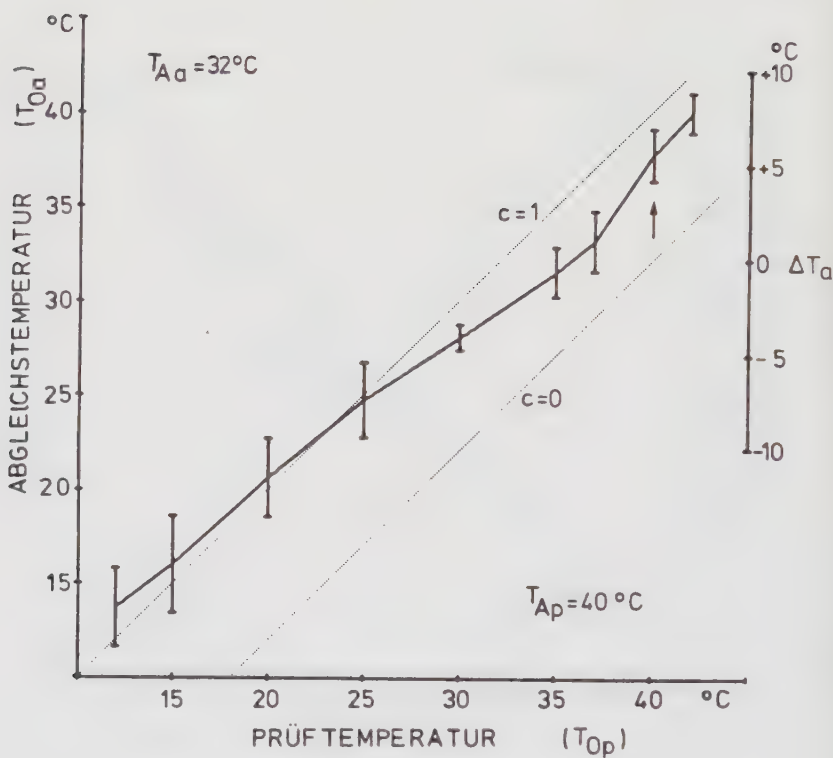


Abb. 9 (f): Prüftemperaturen mit ihren jeweiligen Abgleichstemperaturen für eine Adaptationstemperatur der Prüfhand (T_{Ap}) von 40°C . Beschriftung wie in (a).

nahe an der $c = 1$ Linie. Bei mittleren Prüftemperaturen bauchen sich die Kurven gegen die $c = 0$ Linie aus. Diese Ausbauchung wandert von niedrigeren zu höheren Prüftemperaturen, wenn die Adaptationstemperatur steigt. Der Punkt des maximalen Abstands der Kurve von der $c = 1$ Linie wandert auch in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur und liegt immer ungefähr auf halbem Weg zwischen der $c = 1$ und der $c = 0$ Linie. An diesem Punkt haben alle Kurven auch einen deutlichen Knick. In erster Annäherung laufen die Kurven auf beiden Seiten dieses Knicks geradlinig (dies ist weniger deutlich bei $T_{Ap} = 15^{\circ}\text{C}$ und $T_{Ap} = 30^{\circ}\text{C}$). Der Knickpunkt kann daher als der Schnittpunkt zwischen zwei Kurven unterschiedlicher Anstiegssteilheit betrachtet werden. Diese Interpretation wird später begründet anhand der Tatsache, daß Temperaturempfindungen durch zwei Rezeptortypen verursacht werden.

Aus diesen allgemeinen Merkmalen der Kurven können einige Schlußfolgerungen gezogen werden. Alle dargestellten Kurven sind deutlich von der $c = 0$ Linie entfernt. Deshalb kann die Hauptfunktion der Temperaturempfindungen nicht die Vermittlung von Temperaturänderungen als solchen sein. Das Ausbauchen der Kurven bedeutet, daß bei Objekten, deren Temperatur nahe an der Temperatur der Haut liegt, die Temperaturempfindung einem Kompromiß zwischen Temperaturänderung der Haut und der absoluten Temperatur des Objekts entspricht. Wenn die Objekttemperatur weit höher oder niedriger als die Hauttemperatur ist, entspricht die Temperaturempfin-

nung der Objekttemperatur selbst.

Diese Schlußfolgerungen lassen sich auch anhand der Kurven gleicher Empfindung bestätigen (Abb. 10). Diese Kurven wurden anhand parallel zur Abszisse laufender Schnitte durch die Kurven in Abb. 9 aufgestellt. Zu diesem Zweck wurde die zusätzliche Ordinate auf der rechten Seite der

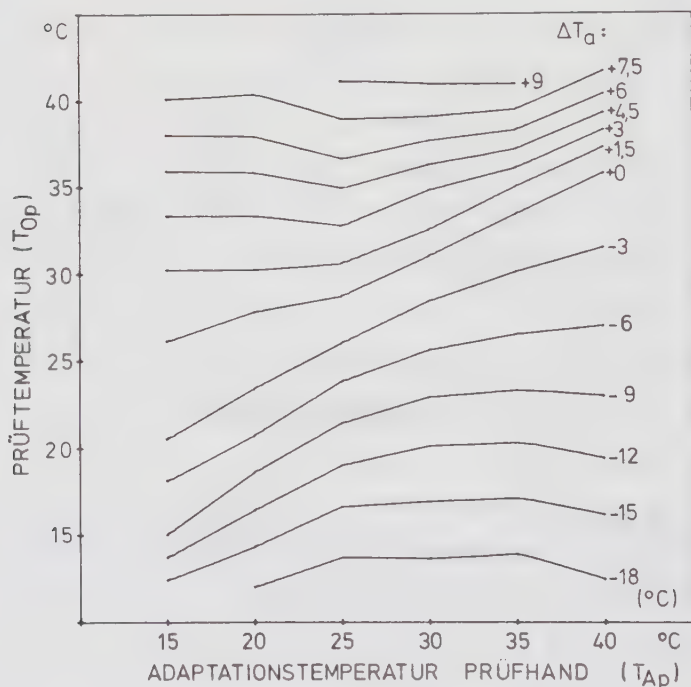


Abb. 10: Kurven gleicher Empfindung. Der Temperaturunterschied ΔT_a zwischen T_{Aa} und der Abgleichstemperatur wird als Maß für die Empfindung genommen (weitere Einzelheiten im Text).

Kurven in Abb. 9 benutzt. Diese Ordinate gibt für jede Abgleichstemperatur T_{Oa} den entsprechenden Temperaturunterschied ΔT_a zwischen Abgleichstemperatur und Adaptationstemperatur an der Abgleichshand. Da die Adaptationstemperatur an der Abgleichshand nicht geändert wurde, besteht ein festes Verhältnis zwischen T_{Oa} und ΔT_a , und auch zwischen ΔT_a und der bei T_{Oa} auftretenden Empfindung. Deshalb ist ΔT_a eine Skala der Temperaturempfindung, wobei, wegen der günstigen Wahl von $T_{Aa} = 32^\circ\text{C}$, $\Delta T_a = 0$ auch der Nullpunkt der Empfindung ist ⁽¹³⁾. Bei Kaltempfindungen wird ΔT_a negativ, bei warmen positiv.

Jede Kurve in Abb. 10 bezieht sich auf einem bestimmten Wert von ΔT_a , und daher auch auf eine bestimmte Empfindungsintensität. Für jeden Wert von ΔT_a werden die entsprechenden Kombinationen von T_{Ap} und T_{Op} aus Abb. 9 in Abb. 10 eingetragen. Die Kurven in dieser Abbildung zeigen damit die verschiedenen Kombinationen von Adaptationstemperatur und Prüftemperatur, die eine bestimmte Empfindungsintensität hervorrufen. Bei schwachen Empfindungen ($\Delta T_a = -3$ bis 0) ist die Adaptationstemperatur entscheidend, durch welche Prüftemperatur diese Empfindung hervorgerufen wird. Bei starken Empfindungen hat die Adaptationstemperatur dagegen einen sehr geringen Einfluß.

Der in Abb. 9 sichtbare Konstanzfehler wird jetzt näher betrachtet. Der absolute Fehler f ($^\circ\text{C}$) wird definiert als

$$f = T_{Oa} - T_{Op}, \quad (10)$$

und hängt (s. oben) von der Prüftemperatur T_{Op} und der Adap-

tationstemperatur T_{Ap} ab. Bei einer bestimmten Adaptations-
temperatur in Abb. 9 ist f für jede Prüftemperatur der an
der Ordinate gemessene Abstand zwischen der gemessenen Kurve
und der $c = 1$ Linie.

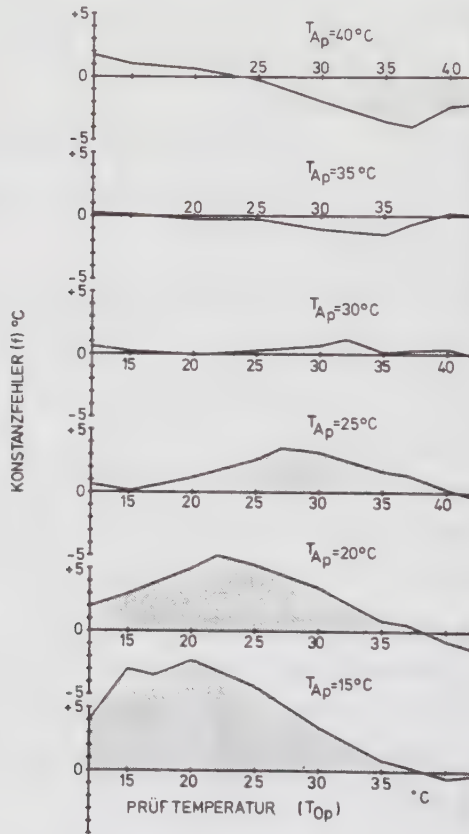


Abb. 11: Der absolute Konstanzfehler (f) in Abhängig-
keit von der Prüftemperatur. f wird für jede der sechs
verschiedenen Adaptationstemperaturen getrennt aufge-
tragen.

Abbildung 11 zeigt f (Ordinate) für die 6 verschiedenen Adaptationstemperaturen, mit der Prüftemperatur auf der Abszisse. Jede dieser Kurve besteht wieder aus zwei mehr oder weniger geradlinigen Kurvenabschnitten mit unterschiedlichen Anstiegssteilheiten. Der Knickpunkt, der in Abb. 9 schon angedeutet wurde, wird in den Kurven des Konstanzfehlers sehr viel deutlicher. Dieser Punkt liegt immer in der Nähe der Adaptationstemperatur. Den beiden Kurvenabschnitten sind in erster Annäherung positive bzw. negative Temperaturänderungen (ΔT_+ und ΔT_-) zugeordnet, weil sie sich hauptsächlich auf Prüftemperaturen beziehen, die oberhalb bzw. unterhalb der Adaptationstemperatur liegen. Aus elektrophysiologischen Untersuchungen ist bekannt (s. Abschnitt 1.1), daß die Warmrezeptoren durch Temperatursprünge nach oben und die Kaltrezeptoren durch solche nach unten erregt werden. Hier bietet sich eine einfache Erklärung für die beiden Kurvenabschnitte, indem man annimmt, daß der ΔT_+ Kurvenabschnitt durch die Warmrezeptoren und der ΔT_- Abschnitt durch die Kaltrezeptoren verursacht wird.

Zwei mögliche Einwände gegen dieser Interpretation müssen allerdings berücksichtigt werden. Der Schnittpunkt der Kurvenabschnitte liegt zwar immer in der Nähe von T_{Ap} , zeigt aber eine systematische Abweichung von dieser Temperatur. Bei Adaptationstemperaturen unterhalb 32°C , die unter statischen Bedingungen zu einer andauernden Kaltempfindung führen (s. Abschnitt 4.3), liegt der Schnittpunkt immer 2°C (5°C bei $T_{Ap} = 15^\circ\text{C}$) höher als die Adaptationstemperatur. Bei T_{Ap}

= 40°C, die zu einer andauernden Warmempfindung führt, liegt der Schnittpunkt 2°C niedriger als die Adaptationstemperatur (nur bei $T_{Ap} = 35^\circ\text{C}$ liegt er direkt an der Adaptationstemperatur). Ein möglicher Grund für diese Abweichungen ist die Hemmung der Kaltrezeptoren bei steigenden Temperaturen und der Warmrezeptoren bei fallenden Temperaturen. Wie elektrophysiologische Untersuchungen gezeigt haben, erreicht diese Hemmung ihr volles Ausmaß bei entsprechenden Temperaturänderungen von ungefähr 2°C (Darian-Smith et al. 1973). Bei Adaptationstemperaturen, die zu einer andauernden Kaltempfindung führen, reicht der Funktionsbereich des Kaltsystems wahrscheinlich bis $\Delta T_p = +2^\circ\text{C}$. Ähnliches gilt ⁽¹⁴⁾ mit umgekehrtem Vorzeichen für das Warmsystem bei hoher T_{Ap} .

Der zweite Einwand bezieht sich auf die Tatsache, daß für niedrige Adaptationstemperaturen (z.B. $T_{Ap} = 20^\circ\text{C}$ in Abb. 9(b)) auch Kaltempfindungen im Bereich der ΔT_+ Kurve auftreten. Es ist unwahrscheinlich, daß allein die Warmrezeptoren an dem Zustandekommen dieser Empfindungen beteiligt sind. Diese Empfindungen könnten aber durch eine Zusammenwirkung der statischen Antwort der Kaltrezeptoren und der dynamischen Antwort der Warmrezeptoren verursacht werden ⁽¹⁵⁾. Die beiden Kurvenabschnitte wären damit als Ausdruck der dynamischen Aktivität der zwei Rezeptortypen aufzufassen, und die im Folgenden angewendeten Ausdrücke "Warmsystem" und "Kaltsystem" sollen nur in diesem Sinn verstanden werden.

Wie hängt der Konstanzfehler von der Adaptationstempe-

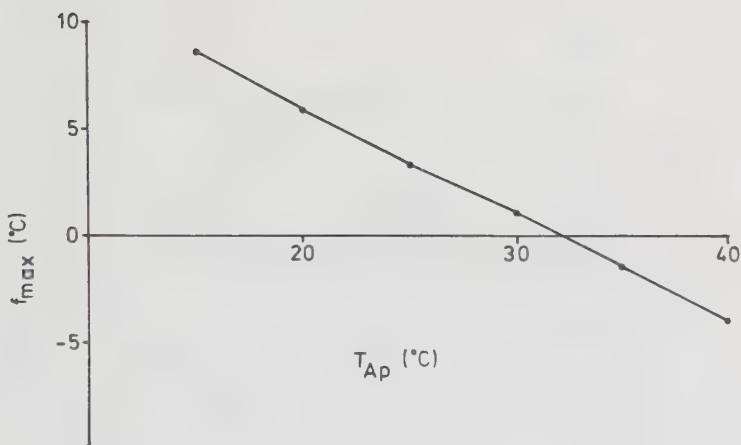


Abb. 12: Der höchste in den Abgleichsergebnissen gefundene Konstanzfehler (f_{max}) in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur.

ratur ab? Abbildung 12 zeigt, daß f_{max} (das ist der Wert von f an dem Schnittpunkt der zwei Kurvenabschnitte) direkt proportional zu $-T_{Ap}$ ist. Die Höhe der f -Kurven wächst mit $T_{Aa} - T_{Ap}$. Um den Zusammenhang zwischen Konstanzleistung und Objekttemperatur unabhängig von der Adaptationstemperatur darzustellen, wird der Konstanzfehler f auf den Unterschied zwischen den Adaptationstemperaturen der Prüfhand und der Abgleichshand bezogen. Damit entsteht d , die Konstanzabweichung ⁽¹⁶⁾, die hauptsächlich von dem Temperatursprung ΔT_p abhängt:

$$d = \frac{f}{T_{Aa} - T_{Ap}} \quad (11)$$

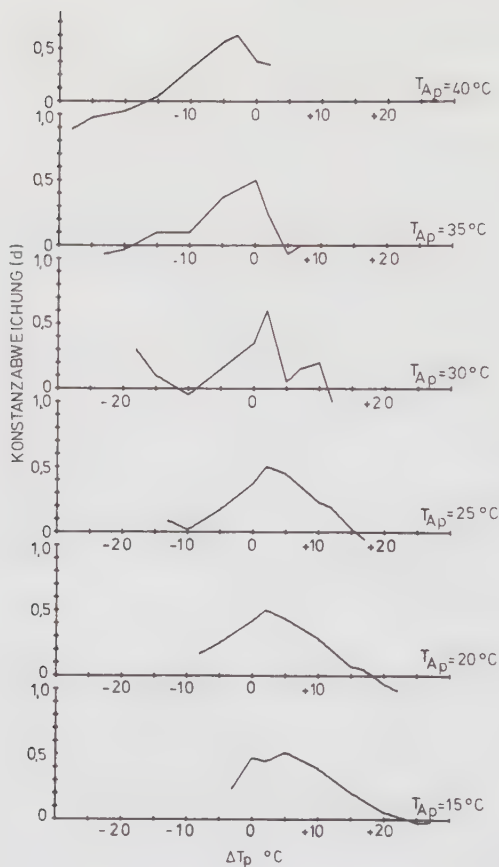


Abb. 13: Die Konstanzabweichung (d) in Abhängigkeit von ΔT_p , der Unterschied zwischen T_{Ap} und der Prüftemperatur. d wird für jede der sechs verschiedenen Adaptationstemperaturen getrennt aufgetragen.

Abbildung 13 zeigt Kurven für d (Ordinate) für die sechs Adaptationstemperaturen, die untersucht wurden. ΔT_p , der Unterschied zwischen Prüftemperatur und Adaptationstemperatur, steht auf der Abszisse. Alle Kurven haben die gleiche allgemeine Form. Dies bestätigt, daß (1) die Konstanzabweichung mit einem wachsendem Beitrag von ΔT_p kleiner wird, und daß (2) die Größe des absoluten Konstanzfehlers für ein bestimmtes ΔT_p von der Differenz der Adaptationstemperaturen abhängt.

Substitution von Gleichung (10) in Gleichung (11) gibt

$$d = \frac{T_{0a} - T_{0p}}{T_{Aa} - T_{Ap}} \quad (12)$$

Die Konstanzleistung ist maximal ($c = 1$) wenn die Konstanzabweichung null ist, so daß

$$c = 1 - d.$$

Deshalb (17)

$$c = \frac{\Delta T_p - \Delta T_a}{T_{Aa} - T_{Ap}}$$

Abbildung 14 zeigt wie die Konstanzleistung c (auf der linken Ordinate) von ΔT_p (Abszisse) abhängt. Es wird nur der Mittelwert aus Werten für alle Adaptationstemperaturen gezeigt. Die außerhalb der Kurve liegenden Punkte zeigen die Extremwerte für c für die einzelnen Adaptationstemperaturen. Diese Kurve ist eine ganz allgemeine Beschreibung der Konstanzleistung bei beliebiger Adaptationstemperatur.

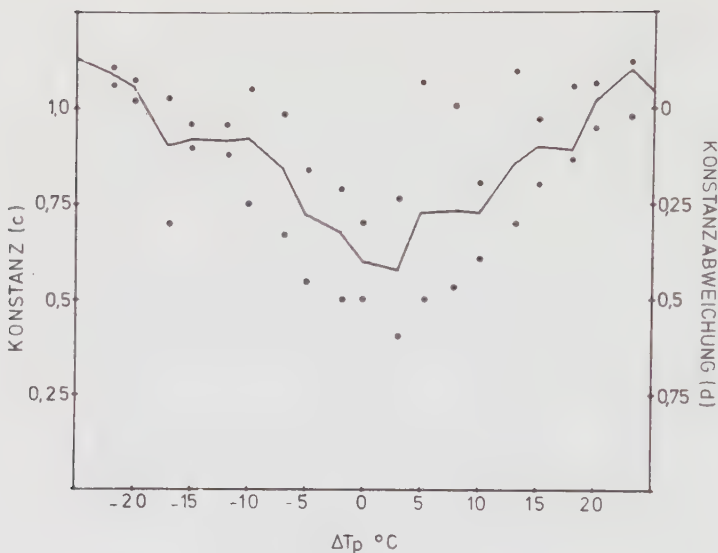


Abb. 14: Der Mittelwert der Konstanzleistung (c) aus allen sechs Adaptationstemperaturen, in Abhängigkeit von ΔT_p , der Unterschied zwischen T_{Ap} und der Prüftemperatur. Die zweite, auf der rechten Seite stehende und von oben nach unten laufende Ordinate zeigt die Konstanzabweichung (d), nach der Gleichung $d = 1 - c$.

4.2 Die Reiz-Empfindungs-Kurven

Die Kurvenabschnitte für das Warmsystem und für das Kaltsystem haben unterschiedliche Anstiegssteilheiten. Dies wurde schon oben in Bezug auf Abb. 9 (a - f) eingehend besprochen. Wie ändern sich diese Anstiegssteilheiten, wenn die Adaptationstemperatur variiert wird? Man sieht aus Abb. 9, daß bei zunehmender Adaptationstemperatur die An-

stiegssteilheit des zum Warmsystem gehörenden Kurvenabschnitts steigt, während die des zum Kaltsystem gehörenden Abschnitts sinkt.

Wie schon oben erwähnt wurde, läßt sich die Empfindung direkt aus dieser Kurve anhand der ΔT_a -Skala ablesen. In Abschnitt 4.5 werden Kontrollversuche beschrieben, die zeigen, daß diese Skala auch annähernd linear ist. Deshalb können aus den Kurven in Abb. 9 (a - f) Reiz-Empfindungskurven gewonnen werden. Es wird hier angenommen, daß die zwei Kurvenabschnitte in Abb. 9, in Übereinstimmung mit der oben vorgeschlagenen Interpretation, sich tatsächlich auf den dynamischen Teil der Antwort von zwei verschiedenen Rezeptortypen beziehen. Dies macht es sinnvoll, die Reiz-Empfindungskurven für das Warmsystem und für das Kaltsystem getrennt darzustellen, und statt T_{Op} , ΔT_p als Reiz zu nehmen.

Die Datenpunkte aus den zu dem Kaltsystem gehörenden Kurvenabschnitten für die sechs verschiedenen Adaptationstemperaturen in Abb. 9 werden in Abb. 15 neu aufgetragen. Auf der Abszisse steht ΔT_p , auf der Ordinate die °C-äquivalente Skala der Empfindung ΔT_a . Für die Datenpunkte wurden die Regressionslinien nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Die Steigung dieser Regressionsgeraden nimmt mit fallender Adaptationstemperatur zu. Dies bedeutet, daß bei niedrigeren Adaptationstemperaturen die Kaltempfindung mit zunehmender ΔT_p schneller wächst als bei höheren Adaptationstemperaturen.

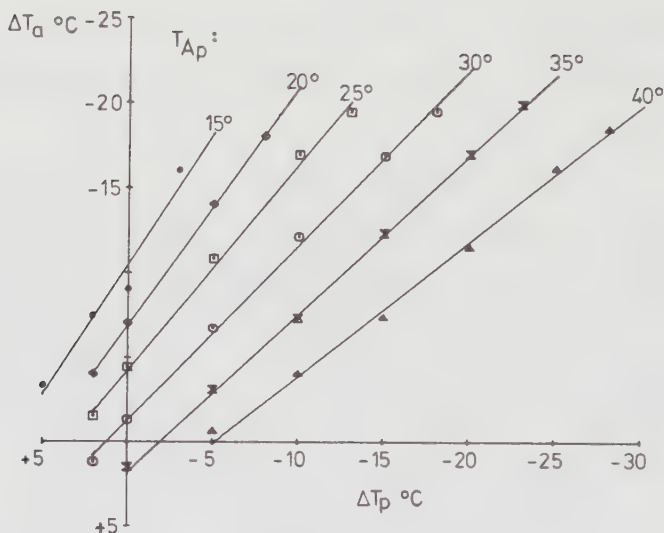


Abb. 15: ΔT_a , die °C-äquivalente Skala der Empfindung, in Abhängigkeit von ΔT_p , für das Kaltsystem allein. Die Regressionsgeraden sind nach der Methode der kleinsten Quadrate gerechnet.

Die Datenpunkte aus den zu dem Warmsystem gehörenden Kurvenabschnitten werden auf dieselbe Weise in Abb. 16 aufgetragen. In diesem Fall nimmt die Steigung der Regressionsgeraden mit fallender Adaptationstemperatur ab, und die Warmempfindung wächst mit zunehmendem ΔT_p schneller bei höheren Adaptationstemperaturen als bei niedrigeren.

Abbildung 17 zeigt wie die Steigung der Reiz-Empfindungs-Kurven (die Regressionskoeffiziente b_k für das Kaltsystem und b_w für das Warmsystem) von der Adaptationstemperatur abhängt. Diese Regressionskoeffizienten sind auch

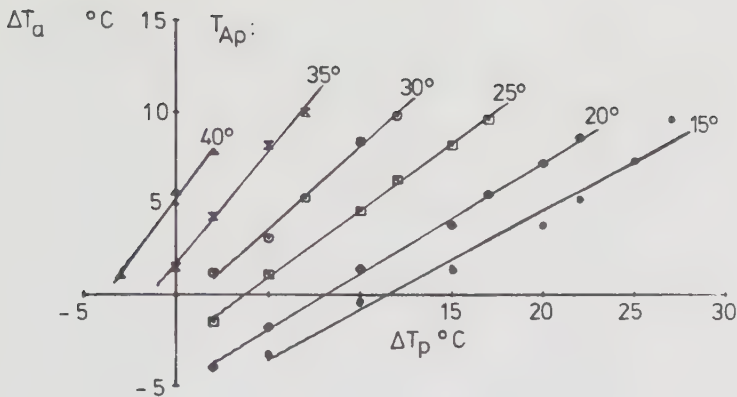


Abb. 16: ΔT_a , die °C-äquivalente Skala der Empfindung, in Abhängigkeit von ΔT_p , für das Warmsystem allein. Die Regressionsgeraden sind nach der Methode der kleinsten Quadrate gerechnet.

in Tabelle 2 zu sehen. Bei steigender T_{Ap} nimmt b_k ab und b_w zu. Bei dem Kaltsystem ist der Regressionskoeffizient b_k linear mit der Adaptationstemperatur verknüpft. Das Kaltsystem scheint sich insgesamt linear zu verhalten, da selbst die Reiz-Empfindungs-Kurven mit den Regressionsgeraden sehr gut beschrieben werden konnten. Das Warmsystem dagegen scheint etwas komplizierter zu sein. Das Verhältnis zwischen dem Regressionskoeffizienten b_w und T_{Ap} ist nicht linear, und die Kurvenanpassung selbst stellt sich als schwieriger heraus.

In Abb. 18 werden die Datenpunkte für das Warmsystem auf doppellogarithmische Achsen aufgetragen. In diesem Fall zeigt die Abszisse als Reiz nicht ΔT_p , sondern $T_{Op} - S$. Dies

T_{Ap}	Regressionskoeffiziente	
	b_k	b_w
15°C	1,54	0,55
20°C	1,4	0,62
25°C	1,21	0,74
30°C	1,03	0,9
35°C	0,93	1,23
40°C	0,78	1,37

Tabelle 2

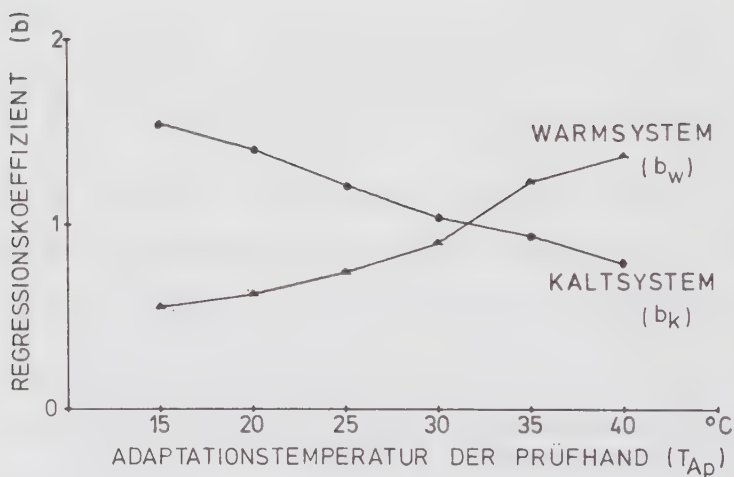


Abb. 17: Die linearen Regressionskoeffizienten b_k für das Kaltsystem und b_w für das Warmsystem, in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur T_{Ap} .

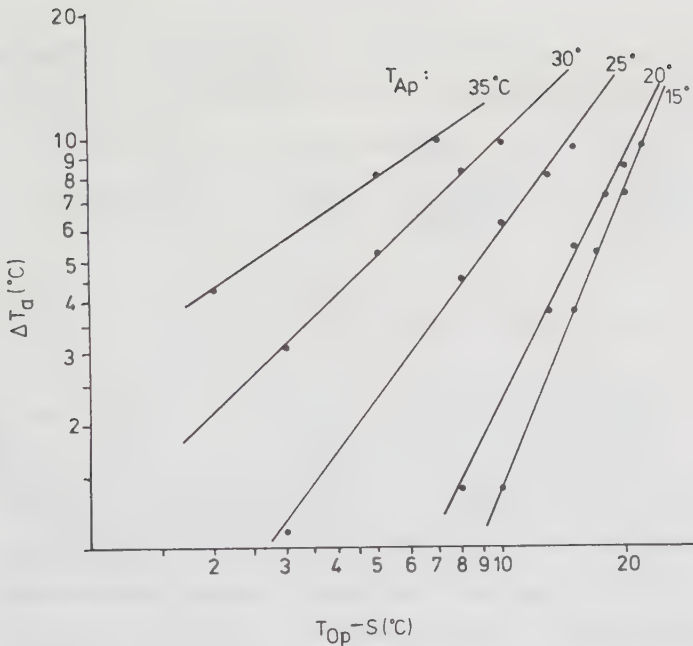


Abb. 18: Doppellogarithmische Auftragung des zu dem Warmsystem gehörenden Teils der Abgleichskurven. Auf der Ordinate steht ΔT_a , die $^{\circ}\text{C}$ -äquivalente Skala der Empfindung. Auf der Abszisse steht als Reiz der Unterschied zwischen der Prüftemperatur T_{Op} und der Schwelle S (weitere Einzelheiten im Text). Die Geraden wurden nach Augenmaß angepaßt.

ist der Unterschied zwischen T_{Op} und derjenigen Prüftemperatur, bei der die Kurvenabschnitte des Warmsystems und des Kaltsystems ihren Schnittpunkt haben und die hier als die Schwelle S des Warmsystems bezeichnet wird. Negative Werte von ΔT_a und die zwei Punkte für $T_{Ap} = 40^{\circ}\text{C}$ werden nicht berücksichtigt. Die Regressionslinien geben eine annähernde

Kurvenanpassung. Obwohl eine Potenzfunktion nicht unbedingt die richtige Interpretation der Ergebnisse ist, kann man davon ausgehen, daß die Reiz-Empfindungs-Kurven für das Warmsystem mehr gekrümmt ⁽¹⁸⁾ sind als die für das Kaltsystem.

4.3 Statische Empfindungen

Es wurde in Abschnitt 1.1 schon darauf hingewiesen, daß sowohl die Temperaturrezeptorantwort als die Intensität der Temperaturempfindungen das Phänomen der Adaptation zeigen. Hinter dieser Übereinstimmung steckt aber ein merkwürdiger Widerspruch hinsichtlich der Interpretation des Phänomens. Die Adaptation der Rezeptorantwort ermöglicht eine getrennte Antwort auf niedrigfrequente und hochfrequente Anteile des Reizes. Daher ist sie eine wesentliche Voraussetzung für das in Abschnitt 2.2(b) vorgeschlagene Modell der Objekttemperaturkonstanz. Auf der anderen Seite wird die Adaptation der Empfindungen manchmal als Beweis für ein erhebliches Konstanzdefizit hervorgehoben. Möglicherweise haben die zwei Adaptationsphänomene ganz andere biologische Funktionen und stehen nur in indirektem Zusammenhang miteinander. Diese Frage konnte untersucht werden anhand von Messungen der vollständig adaptierten, statischen Empfindungen und auch mit einem Experiment über die Adaptationskinetik der Temperaturempfindungen.

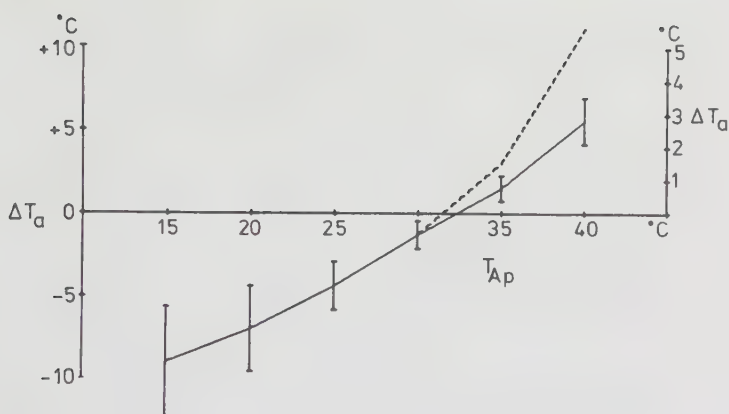


Abb. 19: Kurve der statischen Empfindung. Die °C-äquivalente Skala ΔT_a steht auf der Ordinate als Maß der Empfindung. Die gestrichelte Kurve bezieht sich auf die rechte Ordinate, deren Einheiten dem kleineren Temperaturbereich der Warmempfindungen angeglichen wurden. Für jede T_{Ap} gilt $T_{Op} = T_{Ap}$.

Bei einigen Tests der dickeirischen Abgleichsversuche an der Temperatursäule waren die Prüftemperatur und die Adaptationstemperatur gleich. Unter dieser Bedingung entsteht keine Temperaturänderung an der Haut, wenn die Säule berührt wird. Dies ist die Voraussetzung für Messungen der vollständig adaptierten, statischen Empfindungen. Die von der Versuchsperson gefundene Abgleichstemperatur ist unter diesen Umständen ein Maß für die adaptierte Empfindung. In Abb. 19 wird die statische Empfindungskurve dargestellt. Die Meßwerte stammen aus der Hauptversuchsreihe. Auf der Abszisse steht die Adaptationstemperatur der Prüfhand T_{Ap} , und auf der linken Ordinate die °C-äquivalente Skala der Temperatur-

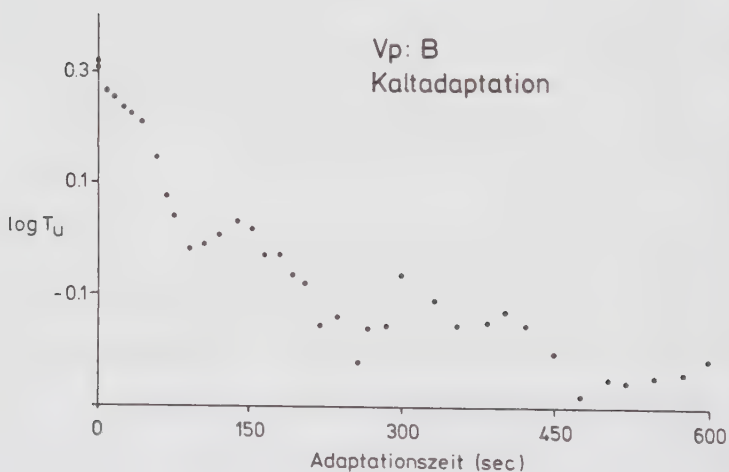
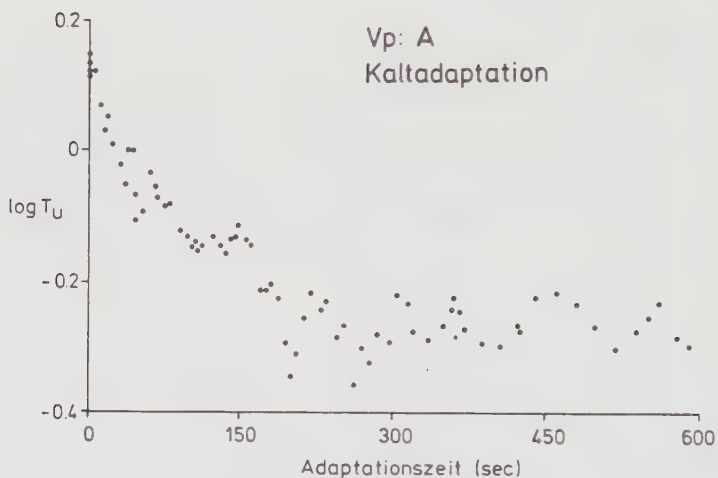
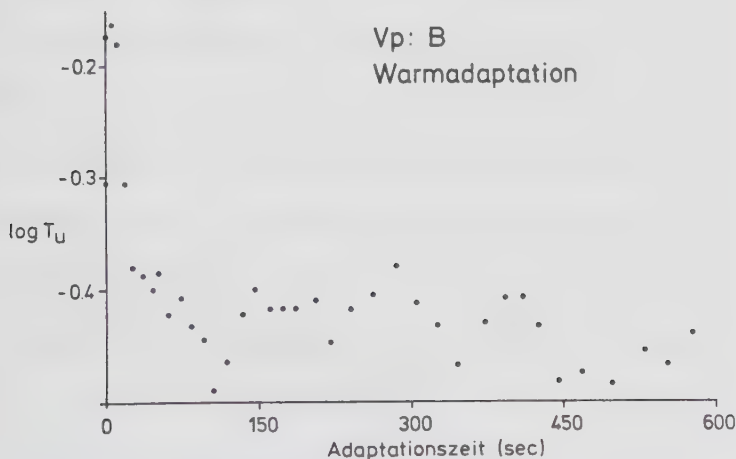
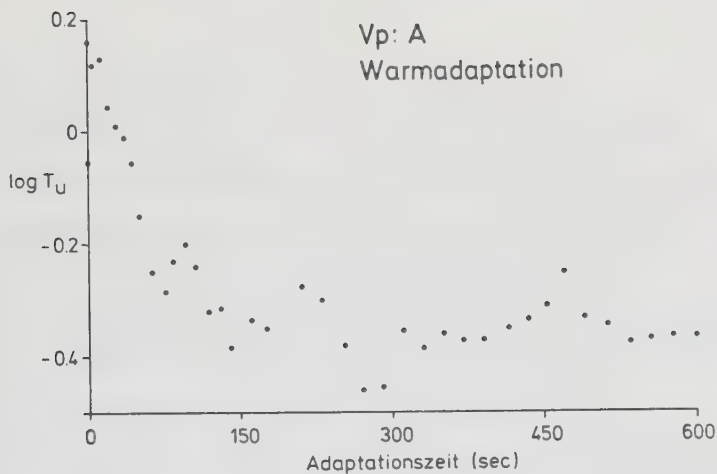


Abb. 20: (a) Die Ergebnisse von Experimenten mit Kaltadaptation bei zwei Versuchspersonen (A oben und B unten). Die Abszissen zeigen die Adaptationszeit (bei 0 sec begann die Neuadaptation an 21,7°C). Die Ordinaten zeigen den Logarithmus des Temperaturunterschieds T_u . Der Versuch wurde sechsmal mit Vp A und dreimal mit Vp B wiederholt. Die Ergebnisse sind etwas geglättet, in-



dem jeder Punkt aus dem Mittelwert von drei benachbarten Meßpunkten gebildet wurde. (b) Die Ergebnisse von Experimenten mit Warmadaptation (Neuadaptation an $38,5^{\circ}\text{C}$), aufgetragen wie in (a). Der Versuch wurde dreimal mit Vp A und dreimal mit Vp B wiederholt, und die Ergebnisse wie in (a) geglättet.

empfindung. Eingetragen werden diejenige Punkte aus Abb. 9 (a - f), bei denen $T_{Op} = T_{Ap}$. Ein Vergleich zwischen dieser (durchgezogenen) Kurve und den Kurven in Abb. 9 zeigt, daß das Verhältnis zwischen den bei einer bestimmten Prüftemperatur hervorgerufenen Empfindungen unter nicht-adaptierten (dynamischen) und adaptierten (statischen) Bedingungen nie größer als 2:1 ist.

Statische Empfindungskurven sind auch mit Methoden der eigenmetrischen Schätzung gemessen worden und in der Literatur veröffentlicht worden. Um die Ergebnisse in Abb. 19 mit solchen Ergebnissen vergleichbar zu machen, muß in der Empfindungsskala der Größenunterschied zwischen dem Temperaturbereich der Kalt- und dem der Warmempfindungen ausgeglichen werden. Die zweite Ordinate auf der rechten Seite der Abbildung und die gestrichelte Kurve, die sich danach richtet, verdoppelt das Maß der Skala der Warmempfindungen. Die sich daraus ergebende Kurve ist der mit eigenmetrischen Schätzungen gemessenen Kurve (Issing und Hensel 1983) sehr ähnlich.

Nach einer plötzlichen Temperaturänderung an der Haut ist die Temperaturempfindung am Anfang meistens stark und lebhaft, und wird dann mit der Zeit allmählich schwächer. Die Zeitmetrik dieses Vorgangs wird in der Adaptationskinetik beschrieben. Einige Versuche ⁽¹⁹⁾ wurden an der Temperatursäule unternommen, um diese Kinetik zu untersuchen. Die Versuchsperson adaptierte die Finger der linken Hand an 32°C und die der rechten Hand an 21,7°C. Nach einer Adaptations-

zeit von 15 min wurden die Finger beider Hände an dem $21,7^{\circ}\text{C}$ Temperatur-Ort der Säule gelegt. Von diesem Zeitpunkt ab, da die zuvor an 32°C adaptierte linke Hand sich neu zu adaptieren begann, wurde die Versuchsperson aufgefordert mit der rechten Hand die Stelle der Säule herauszusuchen, die im Vergleich zu der linken Hand als eben kühler empfunden wurde. Die linke Hand blieb dabei an der Säule, um den Adaptationsvorgang nicht zu unterbrechen.

Die Temperaturunterschiede zwischen den Temperatur-Orten der zwei Hände sind in Abb. 20 als Funktion der Adaptationszeit logarithmisch aufgetragen. In Versuch I wurde die Kaltadaptation untersucht wie oben beschrieben. In Versuch II wurde die Warmadaptation (von 32°C auf $38,5^{\circ}\text{C}$) untersucht, wobei immer der eben wärmere Temperatur-Ort herausgesucht wurde. Zwei Versuchspersonen wurden eingesetzt, deren Ergebnisse getrennt aufgetragen sind. Die Kaltadaptation scheint nach ungefähr 250 sec abgeschlossen zu sein, die Warmadaptation nach nur 100 sec. Diese Ergebnisse werden in der Diskussion weiter besprochen.

4.4 Statistische Behandlung

Die Untersuchung der Fehlerstruktur der Ergebnisse hatte den Zweck, mögliche Zusammenhänge zu entdecken zwischen der Streuung der Abgleichstemperaturen, die z.B. anhand der Fehlerbalken in Abb. 9 (a - f) zu erkennen ist, und den eingesetzten Adaptations- und Prüftemperaturen. Eine Voraus-

setzung für die statistische Behandlung der Ergebnisse war eine annähernd Gauß'sche Fehlerverteilung. Abbildung 21 zeigt auf einem Wahrscheinlichkeitsnetz das Fehlerintegral für die Abweichungen der einzelnen gemessenen Abgleichstemperaturen von ihren jeweiligen Mittelwerten. Der mehr oder wenig gerade Verlauf des Fehlerintegrals erlaubt die Annahme, daß die Fehlerstruktur eine Gauß'sche Verteilung hat, und damit die Anwendung der Methoden der Varianzanalyse.

Jede Abgleichung wurde zweimal von jeder der neun Versuchspersonen durchgeführt, und in Tabelle 1 stehen die Standardabweichungen dieser 18 Abgleichungen von ihren jeweiligen Mittelwerten für alle Kombinationen von T_{Ap} und T_{Op} . Diese Standardabweichungen sind auch in Abb. 9 als Fehlerbalken bei allen Kurven eingetragen worden. Zwei mögliche Hauptquellen der Varianz sind (1) die Unterschiede zwischen den Versuchspersonen, und (2) die Unterschiede zwischen den beiden Abgleichungen für eine bestimmte Kombination aus T_{Op} und T_{Ap} , die eine Versuchsperson macht. Die Unterschiede zwischen den Abgleichungen können entweder durch eine Streuung seitens der Versuchsperson bei den Abgleichungen selbst oder durch Ablesungsfehler an dem Apparat seitens des Versuchsleiters verursacht werden. Es ist allerdings zu erwarten, daß nur die durch die Versuchsperson verursachte Streuung eine Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur oder von der Prüftemperatur zeigt. Systematische Fehler, die sich nicht in einer statistischen Streuung aus-

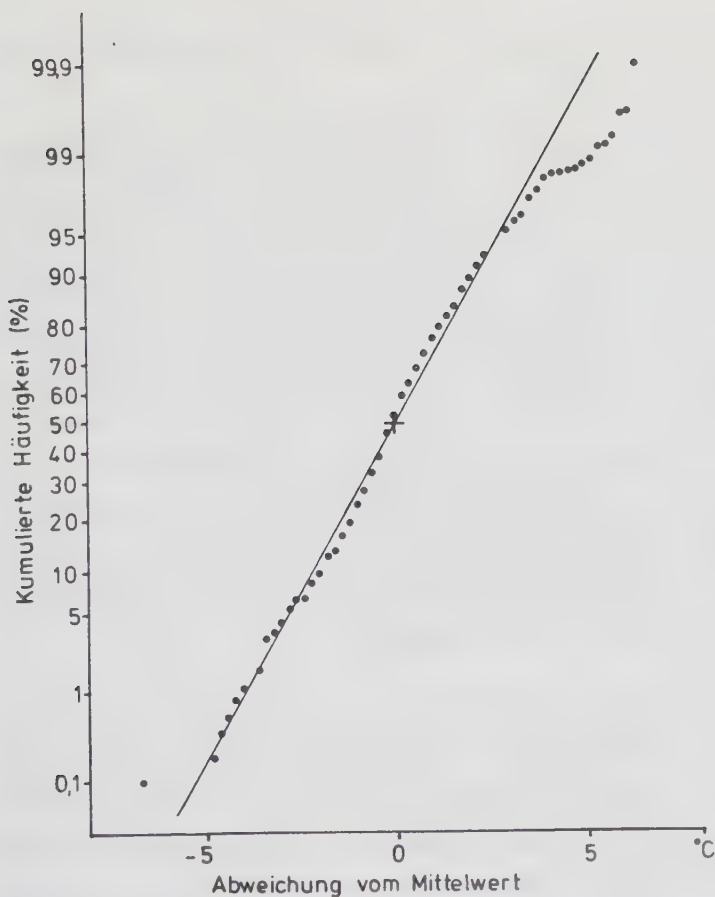


Abb. 21: Auf Wahrscheinlichkeitsnetz dargestellte kumulierte Verteilung (%) der Abweichungen der einzelnen gemessenen Abgleichstemperaturen von ihren jeweiligen Mittelwerten (°C). Verteilung entlang einer Gerade läßt auf eine Gauß'sche Fehlerverteilung schließen.

wirken, werden in der folgenden Behandlung nicht berücksichtigt.

Die Beiträge der obengenannten möglichen Fehlerquellen konnten von einander unterschieden werden durch varianz-analytische Methoden (Dixon und Massey 1983), bei denen die 58 Kombinationen aus Adaptationstemperatur und Prüftemperatur alle getrennt behandelt wurden. Bei dieser Behandlung wurden die Ergebnisse so gruppiert, daß neun Gruppen aus den zwei bei bestimmten T_{Op} und T_{Ap} gemachten Tests einer einzelnen Versuchsperson entstanden. Die Quadratsummen und Freiheitsgrade (df) zwischen den Gruppen, innerhalb der zusammengefaßten Gruppen und für das Ganze (Total), sowie die jeweiligen mittleren Quadraten zwischen und innerhalb den Gruppen, wurden alle berechnet.

Das Ergebnis des F-Tests für Signifikanz der Unterschiede zwischen den Gruppen (einzelne Versuchspersonen) wird in Tabelle 3 gezeigt. Dieser Test zeigt, ob die Varianz zwischen den einzelnen Versuchspersonen allein durch die Streuung der einzelnen Abgleichungen voneinander erklärt werden kann. Die Werte für F zeigen, daß dies nicht der Fall ist, und daß durchaus signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchspersonen vorhanden waren, wie auch gelegentliche Beobachtungen vermuten liessen. Bei den entsprechenden Freiheitsgraden wird unter der Voraussetzung einer homogenen Varianz der Gruppen ohne signifikanten Versuchspersonenunterschied ein Wert von $F = 3,23$ nur in 5% der Fälle erreicht. Aber wie in Tabelle 3 zu sehen ist, wird

dieser Wert tatsächlich in sehr vielen Fällen erreicht.

Ein Maß für die Streuung allein zwischen den Versuchspersonen ergibt sich durch die Subtraktion der Streuung innerhalb der Gruppen von der Streuung zwischen den Gruppen, geteilt durch 2 (die Zahl der Tests pro Versuchsperson). Das Ergebnis wird für alle Kombinationen von Adaptationstemperatur und Prüftemperatur in Tabelle 4 gezeigt. Die durch Versuchspersonenunterschiede verursachte Streuung ist besonders

T_{Op}	Adaptationstemperatur (T_{Ap})					
	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C	40°C
12°C	4,59	12,36	2,47	13,04	6,23	3,11
15°C	9,01	3,89	16,71	11,37	10,89	14,87
17°C	4,07	-	-	-	-	-
20°C	2,3	13,99	2,32	1,43	3,86	24,76
22°C	-	13,08	-	-	-	-
25°C	7,79	3,23	1,92	3,56	3,22	5,83
27°C	-	-	5,83	-	-	-
30°C	1,63	1,66	1,32	2,98	1,74	0,83
32°C	-	-	-	1,1	-	-
35°C	2,57	0,78	2,22	1,42	1	5,01
37°C	7,47	5,35	0,24	1,35	4,49	1,62
40°C	2,51	5,78	1,84	2,87	2,9	0,27
42°C	5,42	3,7	3,5	0,66	3,13	1,12

Tabelle 3

F-Statistiken der Abgleichsergebnisse.

groß bei den untersten und obersten (15°C, 20°C und 40°C) Adaptationstemperaturen. Dies wird für niedrige Adaptationstemperaturen auch besonders deutlich, wenn die statischen Empfindungskurven der einzelnen Versuchspersonen zusammen dargestellt werden (Abb. 22).

Die durch ungenaue Abgleichungen oder Ablesungsfehler verursachte Streuung wird unter der Varianz innerhalb der

T _{Op}	Adaptationstemperatur (T _{Ap})					
	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C	40°C
12°C	5,4	7	1,1	1,3	1,3	2,6
15°C	9,7	6	2,4	2,7	2,7	6,1
17°C	7,3	-	-	-	-	-
20°C	2,7	6,4	1,4	0,5	1,7	4,3
22°C	-	6,8	-	-	-	-
25°C	3	2,6	0,8	0,8	0,8	3,1
27°C	-	-	2,5	-	-	-
30°C	0,3	0,2	0,3	0,4	0,2	0
32°C	-	-	-	0,1	-	-
35°C	2	0,1	0,4	0,1	0	1,3
37°C	2,7	2,2	0,5	0,1	1	0,8
40°C	2,8	2,1	0,4	0,3	0,8	1,1
42°C	5,1	1,7	1,2	0,1	1,2	0,1

Tabelle 4

Durch Unterschiede zwischen den Versuchspersonen verursachte Varianz (°C²).

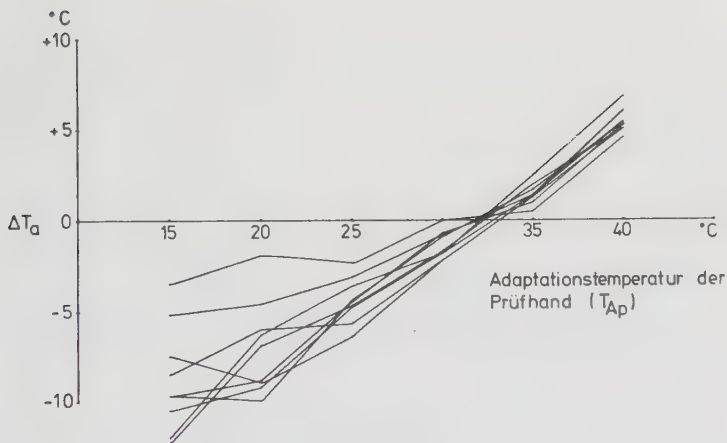


Abb. 22: Kurven der statischen Empfindung der einzelnen Versuchspersonen. Die $^{\circ}\text{C}$ -äquivalente Skala ΔT_a steht auf der Ordinate als Maß der Empfindung. Für jede T_{Ap} gilt $T_{Op} = T_{Ap}$.

Gruppen erfaßt. Solche Fehlerquellen könnten aber auch durch Änderungen der Versuchsbedingungen während des Versuchs zustandekommen. Die Frage, ob während des Versuchs der Adaptationzustand der beiden Hände konstant geblieben ist, wurde geprüft durch eine statistische Behandlung der Testpaare. Diese Paare sind durch zweimaliges Anbieten jeder Prüftemperatur während einer Testreihe entstanden. Für jede Kombination aus Adaptationstemperatur und Prüftemperatur wurde für das gesamte Versuchspersonenkollektiv die Varianz der Unterschiede zwischen den Abgleichungen bei dem ersten und dem zweiten Test errechnet (Dixon und Massey 1983). Hieraus wurden sowohl die Standardabweichungen wie die t-Statistiken

(Tabelle 5) errechnet. Nach der t-Tabelle wird bei 8 Freiheitsgraden ein Wert von $t = 0,262$ schon mit 80% Wahrscheinlichkeit erreicht, wenn der erste und der zweite Test der Testpaare wirklich gleiche Mittelwerte hat. Bei noch niedrigeren Werten von t ist die Wahrscheinlichkeit noch größer. Es muß angenommen werden, daß keine signifikanten Änderungen in dem Adaptationszustand während der Versuche eingetreten

T_{Op}	Adaptationstemperatur (T_{Ap})					
	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C	40°C
12°C	-0,065	-0,016	0,076	-0,199	-0,176	-0,062
15°C	0,135	0,176	-0,118	-0,09	-0,156	-0,175
17°C	0,056	-	-	-	-	-
20°C	0,177	-0,189	-0,153	0,03	0,108	0,035
22°C	-	-0,094	-	-	-	-
25°C	0,071	-0,353	-0,021	-0,072	-0,063	-0,029
27°C	-	-	-0,089	-	-	-
30°C	0,016	-0,095	-0,297	0,074	0,076	0,367
32°C	-	-	-	-0,067	-	-
35°C	0,11	-0,299	-0,158	0,003	-0,013	0,039
37°C	0,094	-0,115	-0,187	0,069	0,151	0,158
40°C	-0,002	0,101	-0,069	-0,168	-0,158	0,051
42°C	-0,004	-0,003	-0,168	0,22	-0,221	0,097

Tabelle 5

t-Statistiken für die jeder Versuchsperson
angebotenen Testpaaren.

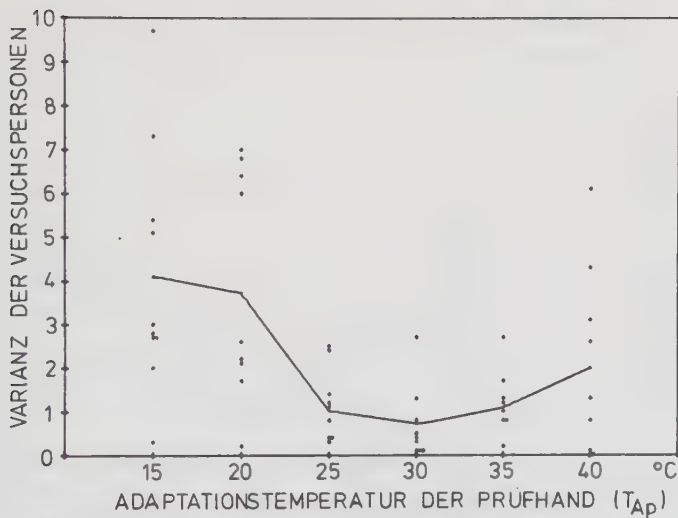


Abb. 23: Varianz, die durch Unterschiede zwischen den Versuchspersonen verursacht wurde, in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur T_{Ap} . Jeder Punkt bezieht sich auf eine bestimmte Prüftemperatur, und die Kurve verbindet die für jede Adaptationstemperatur berechneten Mittelwerte aus allen dazugehörenden Punkten.

sind, weil dieser Wert von t nur in sehr wenigen Fällen erreicht wurde.

Die zwei Streuungsquellen, Unterschiede zwischen Versuchspersonen und Variabilität in den Abgleichungen, wurden anschließend nach ihrer Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur und von der Prüftemperatur untersucht. Die Varianz von beiden Quellen zeigte eine sehr starke Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur (Abb. 23 und 24). Die Frage, in-

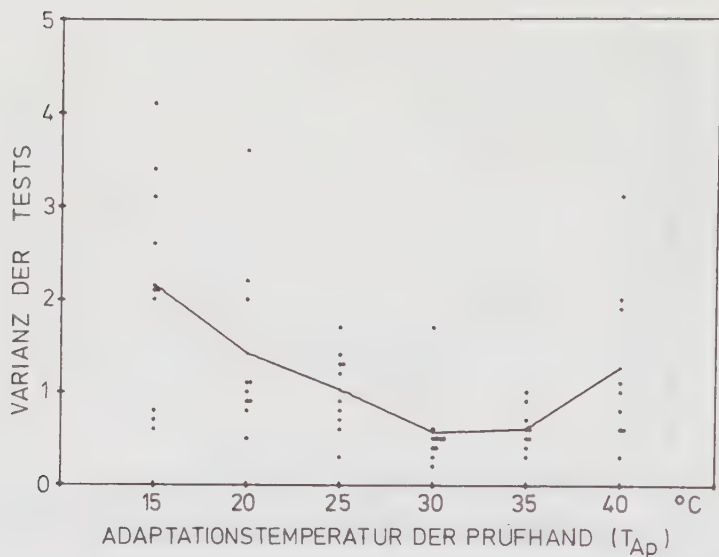


Abb. 24: Varianz, die durch Abweichungen zwischen den Tests verursacht wurde, in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur T_{Ap} . Jeder Punkt bezieht sich auf eine bestimmte Prüftemperatur, und die Kurve verbindet die für jede Adaptationstemperatur berechneten Mittelwerte aus allen dazugehörenden Punkten.

wieweit die Varianz noch von entweder der Prüftemperatur T_{Op} , oder von dem Temperatursprung ΔT_p , oder sogar von der Empfindungsintensität selbst abhängt, wurde nach Normierung untersucht. Zu diesem Zweck wurde aus allen Varianzwerten für eine bestimmte Adaptationstemperatur ein Mittelwert gebildet. Die Varianzwerte für alle Kombinationen aus dieser Adaptationstemperatur und einer Prüftemperatur wurden durch den Mittelwert geteilt, und das Ergebnis war die normierte Varianz. In Abb. 25 wird die normierte Versuchspersonvarianz

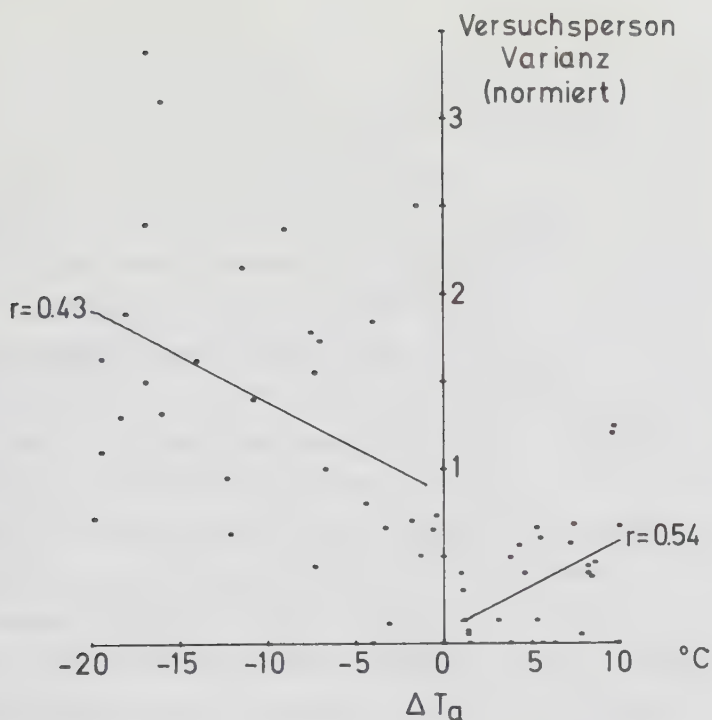


Abb. 25: Varianz, die durch Unterschiede zwischen den Versuchspersonen verursacht wurde, in Abhängigkeit von ΔT_a , der $^{\circ}\text{C}$ -äquivalente Skala der Empfindung. Die Adaptationstemperatur wurde als Faktor in der Varianz durch Normierung auf den Mittelwert für jede T_{Ap} beseitigt.

gegen ΔT_a aufgetragen. Der sichtbare Zusammenhang mit ΔT_a , der $^{\circ}\text{C}$ -äquivalenten Skala der Empfindungsintensität, ist möglicherweise ein Indiz dafür, daß die Steigung der Reiz-Empfindungs-Kurve zwischen Versuchspersonen unterschiedlich sein kann. Bei der Abgleichsvarianz ließ sich kein eindeutiger Zusammenhang ausmachen.

4.5 Kontrollversuche

Kontrollversuche wurden durchgeführt um die Zuverlässigkeit der Ergebnisse in zwei wesentlichen Aspekten zu kontrollieren. Einerseits handelt es sich um die Frage, ob an zwei Händen, die so zu sagen am selben Gehirn hängen, tatsächlich die geeignete Reizfläche für die Versuche zu suchen war. Der Einwand, daß der thermische Zustand der Haut einer Hand die Übertragung von Temperaturempfindungen aus der anderen Hand beeinflussen könnte, ist nicht ohne Begründung. Mehrere Arbeiten haben gezeigt, daß es eine Zusammenkopplung gibt, die z.B. dazu führt, daß die absolute Empfindungsschwelle für Wärme bei einem gleichzeitigen Strahlungsreiz an beiden Händen niedriger ist, als wenn eine Hand allein einem solchen Reiz ausgesetzt wird (Hardy und Oppel 1937). In der Nähe der Körpermittellinie summieren sich sogar überschwellige Reize (Marks und Stevens 1973). Die Frage der bilateralen Summation wurde bei der vorliegenden Arbeit nicht weiter untersucht, weil keine Versuchsperson Unterschiede zwischen den Empfindungen, die durch gleichzeitige oder abwechselnde Berührung der Säule mit den zwei Händen hervorgerufenen wurden, bemerkt hat. Aber die Möglichkeit, daß ein zentraler Adaptationsvorgang bilaterale Auswirkungen haben könnte, die die Methode der getrennten Adaptation der zwei Hände in den Hauptversuchen in Frage stellen würde, konnte nicht ohne weiteren Versuche ausgeschlossen werden.

Diese Frage wurde geklärt durch Versuche mit eigenmetrischen Schätzungen von Reiztemperaturen, die bei variiert Adaptation einer Hand an der kontralateralen Hand angeboten wurden. Abb. 26 zeigt die Versuchsanordnung. Eine Versuchsperson adaptierte die linke Hand in einem Wasserbad mit Eintauchthermostat. Die Hand blieb durch Anwendung eines dünnen Plastikfolienhandschuh auch beim Eintauchen trocken. Bei jedem Anbieten einer Reiztemperatur, mußte sie ihre rechte Hand in eine Trennwandöffnung setzen, wo der Reizgeber auf eine markierte Stelle der volaren Fläche der ungespreizten Finger gesetzt wurde. Die linke Hand wurde während des Reizens aus dem Wasserbad gehoben. Die Aufgabe der Versuchsperson bestand darin, mit Zahlen eine eigenmetrische Schätzung der durch den Reiz hervorgerufenen Empfindung zu machen. Es wurde kein Zahlenbereich vorgeschrieben. Der Reiz wurde für 2 sec angesetzt, und der nächste folgte nach einem

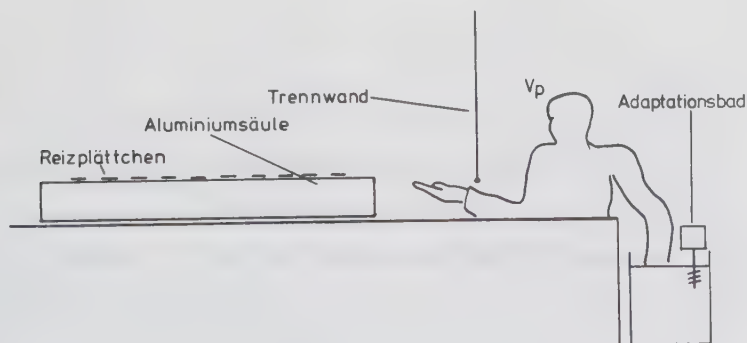


Abb. 26: Versuchsanordnung zur Untersuchung der kontralateralen Auswirkungen von an einer Hand applizierten Adaptationstemperaturen.

Intervall von 45 sec, während dessen die Versuchsperson ihre Hände wieder in die Wasserbäder eintauchte. Jeder Versuch bestand aus zwei Durchgängen. Bei dem ersten Durchgang wurde die linke Hand auf $31,5^{\circ}\text{C}$ adaptiert, bei dem zweiten wurde die Adaptationstemperatur auf $40,5^{\circ}\text{C}$ erhöht. Die anfängliche Adaptationszeit betrug für beide Durchgänge 15 Minuten. Jeder Durchgang bestand aus einer Serie von 10 Reiztemperaturen dreimal angeboten in immer verschiedener Reihenfolge. Der Versuchsablauf war also 15 min Adaptation mit anschließend 30 Reizen und dann wieder 15 min Adaptation mit anschließend 30 Reizen, so daß ein Versuch aus insgesamt 60 Reizen bestand. Es wurden 15 männliche Versuchspersonen eingesetzt. Die Reizgeber waren kleine Aluminiumplättchen (40 mm Durchmesser, 8 mm Dicke), die auf eine genau kontrollierte Temperatur durch die auf ihrer Seite liegende Temperatursäule gebracht wurden.

Bei den Ergebnissen ergab sich aus der freien Wahl des Zahlenbereichs eine sehr breite Streuung der eigenmetrischen Schätzungen der einzelnen Versuchspersonen. Es zeigte sich auch, daß die einzelnen Versuchspersonen sehr große Schwierigkeiten hatten, bei dem einmal gewählten Zahlenbereich auch während des zweiten Versuchsdurchgangs nach der neuen Adaptation zu bleiben. Trotzdem ist die Folgerung, die aus den in Abb. 27 dargestellten Ergebnissen zu ziehen ist, eindeutig. Die Ordinate zeigt den geometrischen Mittelwert aller Schätzungen von allen Versuchspersonen für eine bestimmte, auf der Abszisse angegebene Reiztemperatur. Die

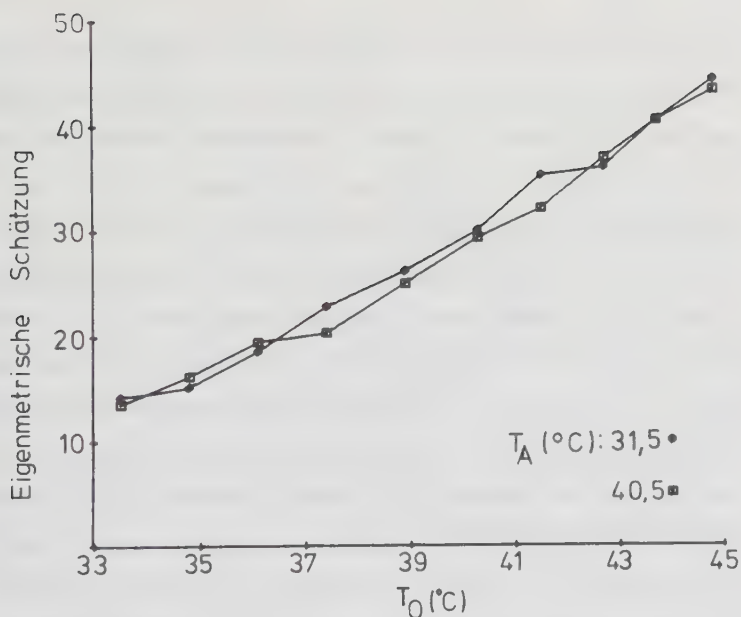


Abb. 27: Eigenmetrische Schätzungen der Temperaturen (T_0) von an der rechten Hand angebotenen Reizobjekten nach Adaptation der linken Hand an zwei verschiedenen Temperaturen (T_A).

zwei Kurven zeigen die Ergebnisse für die zwei eingesetzten Adaptationstemperaturen, und liegen praktisch übereinander (20). Die Adaptationstemperatur einer Hand hat also keinen signifikanten Einfluß auf die Temperaturempfindungen an der kontralateralen Hand.

Der zweite Kontrollversuch galt der Frage, welche psychophysische Funktion die quantitative Beziehung zwischen Reiz und Empfindung in den Ergebnissen aus den Hauptver-

suchen beschreibt. Bei den Hauptversuchen war die Abhängigkeit der Reiz-Empfindungs Kurven von der Adaptationstemperatur sehr eindeutig zu sehen. Diese Kurven konnten aber nur in ihrem Verhältnis zueinander eingeordnet werden, während die Frage der quantitativen Beziehung zwischen ΔT_a (die °C-äquivalente Skala der Empfindung) und der tatsächlichen Empfindung noch offen blieb. Es wurde daher untersucht, welches quantitative Verhältnis zwischen Reiz und Empfindung bei einer einzelnen von den eingesetzten Adaptationstemperaturen überhaupt besteht. Da die Auswirkung aller Adaptationstemperaturen an der Prüfhand durch Abgleichen mit einer Hand mit konstanter Adaptationstemperatur untersucht wurde, wurde diese konstante Adaptationstemperatur von 32°C, die der ΔT_a -Skala zugrunde gelegt wurde, auch bei den folgenden Versuchen zu einer quantitativen Bestimmung der psychophysischen Funktion eingesetzt.

Bei der Temperatursäule bestand die Möglichkeit, eine bisher bei dem Temperatursinn nicht eingesetzte Methode für die Bestimmung der psychophysischen Funktion anzuwenden. Das Vorhandensein einer kontinuierlichen Reihe von Temperaturen erlaubt der Versuchsperson, eine Teilung der Reizskala durch Halbierung durchzuführen. Dies ist wohl eine klassische Vorgehensweise in der Bestimmung der psychophysischen Funktion. Es konnte dabei auch untersucht werden, inwieweit die Ergebnisse aus einer solchen Meßmethode sich mit jenen bei anderen Verfahren mit eigenmetrischer Schätzung decken.

Der gleiche Temperaturgradient wie in dem Hauptversuch wurde eingesetzt, so daß als Extremtemperaturen $12,2^{\circ}\text{C}$ und 42°C zur Verfügung standen. Vor dem Versuch wurden beide Hände der Versuchsperson an 32°C adaptiert. Am Anfang des Versuchs wurde die Temperatur festgestellt, bei der weder eine Warm- noch eine Kaltempfindung mit den bei 32°C adaptierten und anschließend an der Säule angelegten beiden Fingern zu spüren war. Diese Temperatur war nicht immer gleich 32°C , sondern variierte zwischen $30,6^{\circ}\text{C}$ und $32,1^{\circ}\text{C}$, je nach Versuchsperson. Die Versuchsperson wurde dann gebeten, mit den Fingern einer Hand diese Indifferenztemperatur und die kalte Extremtemperatur von $12,2^{\circ}\text{C}$ abwechselnd abzutasten, während sie mit den Fingern der anderen Hand eine Temperatur auf der Säule aufsuchte, bei der die Empfindung genau in der Mitte zwischen diesen beiden lag. Die damit entstehenden zwei Temperaturbereiche wurden auf gleicher Weise halbiert, und der Vorgang wurde so weit fortgesetzt, bis die Ablesegenauigkeit und andere einschränkende Eigenschaften des Geräts das weitere Halbieren nicht mehr erlaubten. Mit derselben Prozedur wurde anschließend der warme Temperaturbereich geteilt. Zwischen den einzelnen Halbierungen wurden beide Hände immer für 2 Minuten wieder auf die 32°C Adaptationsthermoden gelegt. Der ganze Vorgang wurde bei jeder Versuchsperson dreimal hintereinander wiederholt, und der Mittelwert der Ergebnisse berechnet. Es wurden 7 Versuchspersonen eingesetzt.

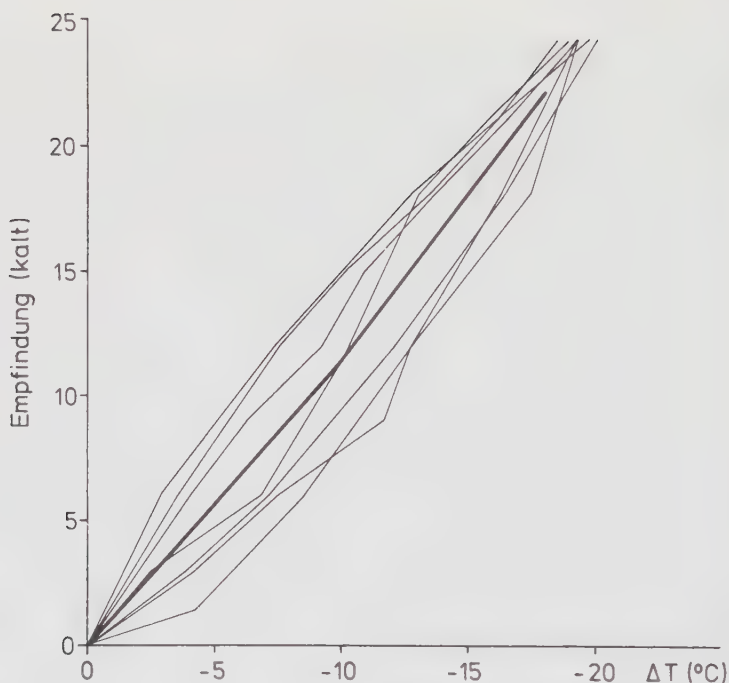


Abb. 28 (a): Ergebnisse der Halbierungsversuche mit kalten Empfindungen. ΔT ist der Unterschied zwischen der Indifferenztemperatur und der Halbierungstemperatur. Die dicke Linie zeigt den Mittelwert aus allen Versuchspersonen.

Für die Auswertung wurde die Empfindung bei den Extremtemperaturen willkürlich auf einen Zahlenwert von 24 festgesetzt, so daß Zahlenwerte für andere Temperaturen durch entsprechende Teilung dieses Maximums entstehen. In Abb. 28 werden die Ergebnisse der einzelnen Versuchspersonen bei (a) Kaltempfindungen und (b) Warmempfindungen dargestellt. Die Achsen sind arithmetisch geteilt, mit den Zahlenwerten für

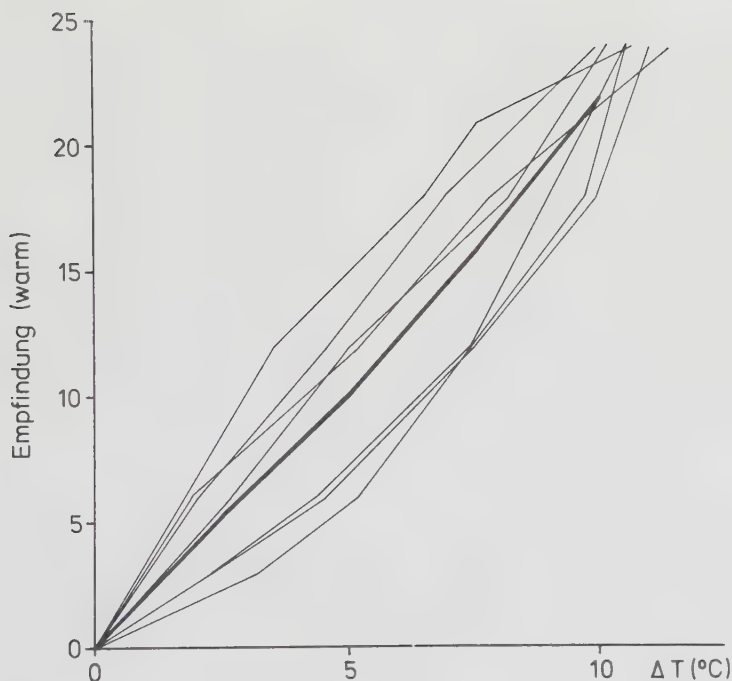


Abb. 28 (b): Ergebnisse der Halbierungsversuche mit warmen Empfindungen. ΔT ist der Unterschied zwischen der Indifferenztemperatur und der Halbierungstemperatur. Die dicke Linie zeigt den Mittelwert aus allen Versuchspersonen.

die Empfindungen auf der Ordinate und mit dem Temperaturreiz auf der Abszisse. Der Temperaturreiz wurde definiert als der Temperaturunterschied zwischen der Indifferenztemperatur und der Halbierungstemperatur an der Säule.

Obwohl zu jeder Versuchsperson eine ziemlich eindeutige eigene Reiz-Empfindungs-Kurve zuzuordnen ist, variieren

diese Kurven offensichtlich beträchtlich zwischen den einzelnen Versuchspersonen. Einige sind nach oben gekrümmt und einige nach unten. Nach Stevens (1957) können solche Reiz-Empfindungs-Kurven am besten mit Potenzfunktionen beschrieben werden. Die Kurven in Abb. 28 können auch mit solchen Funktionen annähernd beschrieben werden, wobei die Exponenten je nach Versuchsperson sehr unterschiedlich sind (Tabelle 6). Dennoch liegt der Mittelwert der warmen Exponenten sehr nahe an dem der kalten Exponenten.

Der Mittelwert der kalten Exponenten war 1,126 und stimmt damit überein mit den von Stevens und Stevens (1960) beziehungsweise Stevens und Marks (1978) in Experimenten mit eigenmetrischer Schätzung durch Zahlen gefundenen Werten von 1,0 und 1,07. Der Mittelwert der warmen Exponenten war 1,117. Stevens und Stevens (1960) haben einen warmen Exponent von 1,6 gefunden, aber spätere Untersuchungen (Stevens, Marks und Simonson 1974) zeigten, daß im Gegensatz zu dem der Kaltempfindungen, der Exponent der Warmempfindungen sehr stark von sowohl der Reizfläche als auch der Körperregion abhängt. Bei einer Fläche von 960 mm^2 , die ungefähr der hier eingesetzten Fläche entspricht, fanden sie einen Exponent von 0,84 bei der Wange und von 1,2 bei dem Unterarm. Größere Exponenten wurden bei kleineren Flächen und anderen Hautregionen (Rücken, Wade) gefunden. Die Empfindung an der Volarfläche der Finger und an diesen Arealen ist nicht verglichen worden, aber die Vermutung liegt nahe, daß die Leistenhaut des Fingers eine Zwischenstelle einnimmt, die den

Vp	Exponenten	
	Kalt	Warm
GM	0,73	1,02
GS	0,89	0,64
SZ	1,26	0,85
JJ	1,08	1,5
TT	1,33	1,33
CN	1,77	1,7
WK	0,82	0,78

Tabelle 6

hier gefundenen Exponent erklären würde. Es scheint daher ein Zufall gewesen zu sein, daß gerade diejenige Fläche für die Versuche gewählt wurde, die praktisch gleiche Exponenten bei kalt und warm produziert.

Die sehr große Streuung der Exponenten der einzelnen Versuchspersonen wurde auch bei anderen Untersuchungen, bei denen die Reize durch Zahlen geschätzt wurden, gefunden. Marks und Stevens (1973) haben warme Exponenten zwischen 0,25 und 1,37 für dieselbe Reizfläche bei 12 verschiedenen Versuchspersonen gefunden. In Vergleich dazu ist die hier gefundene Streuung relativ gering.

4.6 Physikalische Auswirkungen der Adaptation

Es muß noch überlegt werden, ob rein physikalische Vorgänge in der Haut, die vielleicht bei Änderungen der Adapta-

tionstemperatur der Haut vorkommen, einige der oben beschriebenen Ergebnisse der Hauptversuche erklären könnten. Unter solchen physikalischen Vorgängen sind hauptsächlich die Temperaturverteilung innerhalb der Haut und die Auswirkungen der Durchblutung zu verstehen. Die folgenden Überlegungen zeigen, daß, wenn diese Einflußgrößen überhaupt von Bedeutung sind, die schon beschriebenen Adaptationseffekte in ihrer Abwesenheit noch stärker in Erscheinung treten würden.

Änderungen der Adaptationstemperatur können die trans-epidermale Wärmeübertragung durch Änderungen der intrakutanen Temperaturgefälle und durch Änderungen der Temperaturleitfähigkeit der Haut beeinflussen. Bei Adaptationstemperaturen der Hautoberfläche, die von der Körpertemperatur erheblich abweichen, müßte ein steileres Temperaturgefälle durch die Haut erwartet werden, falls die Thermoregulation so funktioniert, daß die Temperatur der subkutanen Schichten immer konstant gehalten wird. Je steiler dieser Gradient ist, desto größer ist der Wärmestrom, der dem "noch steiler Machen" des Gradienten entgegenwirkt, denn der Wärmestrom ist proportional zu dT/dx . Folglich würde unter diesen Umständen für einen bestimmten Unterschied zwischen Hauttemperatur und Objekttemperatur ein kleinerer Temperatursprung an der Haut resultieren, wenn der Sprung bei Kontakt zwischen Haut und Objekt die Hauttemperatur noch weiter weg von der Körpertemperatur treibt. Je größer die Differenz zwischen Körpertemperatur und Hauttemperatur und damit das Ausmaß dieses

Effekts wäre, desto flacher wäre die Reiz-Empfindungs-Kurve für einen solchen Temperatursprung. Dies ist aber den tatsächlichen Ergebnissen, die unter diesen Umständen eine steilere Funktion zeigten, genau entgegengesetzt. Tatsächlich ist die Temperatur der subkutanen Schichten der Hände nicht sehr stark der Thermoregulation unterworfen, so daß große Änderungen in dem Temperaturgradient nicht zu erwarten sind.

Die Temperaturleitzahl der Haut ist sicherlich zu einem gewissen Grad von der Durchblutung abhängig. Nach Hensel (1952) sind die konvektiven Auswirkungen der Durchblutung eher zu vernachlässigen. Intrakutane Temperaturregistrierungen mittels kannulär eingeführte Thermoelemente zeigten, daß die Abschnürung der Blutversorgung durch eine Manschette die Geschwindigkeit, mit der ein Temperatursprung durch die Haut fortgepflanzt wurde, nicht beeinflusste (Hensel 1952). Bei Änderungen in der Hautdurchblutung wird die Temperaturleitzahl hauptsächlich durch einen vermehrten Flüssigkeitsgehalt der Epidermis beeinflusst. Bei einer unter physiologischen Bedingungen nicht vorkommenden vollständigen Austrocknung kann die Wärmeleitzahl bis $0,167 \text{ W.m}^{-1}.\text{°C}^{-1}$ (der Wert für Keratin) sinken. Eine reichliche Durchblutung, wie sie bei höheren Adaptationstemperaturen vorkommt, treibt den Wert nach oben auf die Wärmeleitzahl für Wasser ($0,598 \text{ W.m}^{-1}.\text{°C}^{-1}$). Die Auswirkungen einer höheren Adaptationstemperatur sind widersprüchlich. Auf der einen Seite bedeutet sie eine erhöhte Wärmeeindringzahl, so daß Tempera-

tursprünge an der Hautoberfläche kleiner sein sollten. Auf der anderen Seite erhöht sich auch die Temperaturleitzahl, so daß Temperatursprünge möglicherweise eine stärkere Auswirkung an der Rezeptorebene haben. Auf alle Fälle ist die Auswirkung symmetrisch, d.h. Temperatursprünge in beiden Richtungen werden im selben Maß betroffen, so daß der vermehrte Flüssigkeitsgehalt als Erklärung für die Versuchsergebnisse entfällt.

Kenshalo (1970) hat gefunden, daß bei Adaptationstemperaturen oberhalb 35°C die Schwelle für Kaltempfindungen mit erhöhter Durchblutung etwas kleiner wird. Diese Empfindlichkeitsänderung scheint aber in entgegengesetzter Richtung zu den Vorgängen in den Versuchsergebnissen zu wirken. Bei Warmempfindungen und bei anderen Adaptationstemperaturen wurden keine Auswirkungen gefunden. Die Auswirkungen der Durchblutung können die in dieser Arbeit besprochenen Versuchsergebnisse nicht erklären.

5 Diskussion

Angesichts der vielen Umstände (s. Einleitung), die auf eine verhältnismässig unvollständige Objekttemperaturkonstanz weisen, ist die tatsächlich nachgewiesene Konstanz der Empfindungen für gegebene Objekttemperaturen beeindruckend. Unerwartet ist das Ergebnis, daß diese Konstanzleistung an den beiden Enden des eingesetzten Temperaturbereichs am größten ist, während Abweichungen von Konstanz hauptsächlich im Bereich der Adaptationstemperatur hervortreten. Bei den Versuchsergebnissen in Abb. 9 (a - f) war wegen der Auswirkung von verschiedenen Stoffkonstanten die Verschiebung einer diagonalen Abgleichsgeraden zu einer oder der anderen Seite der $c = 1$ Linie zu erwarten. Es wurde nämlich in Abschnitt 2.2(b) darauf hingewiesen, daß eine vollständige Konstanz nur bei Gegenständen aus einem Stoff mit der gleichen Wärmeeindringzahl wie die eines "Durchschnittsstoffs" möglich ist, und es war kaum zu erwarten, daß Aluminium mit seiner sehr hohen Wärmeeindringzahl diese Bedingung erfüllt.

Die Tatsache, daß die Ergebnisse ganz anders aussehen, und daß sogar veränderliche Anstiegssteilheiten in den diatherischen Abgleichskurven zu sehen sind, deutet auf einen etwas komplizierteren Vorgang. Im folgenden wird eine Erklärung für dieses Ergebnis vorgeschlagen, die die Abweichungen von Konstanz als funktionelle Anpassung des Temperatursinnes interpretiert. Ein zweiter Teil der Diskussion wird sich mit

der möglichen neurophysiologischen Deutung der Befunde befassen.

5.1 Funktionelle Interpretation

Zwei Merkmale der Versuchsergebnisse erscheinen wesentlich: erstens, erreicht die Konstanzabweichung ihr Maximum, wenn ΔT_p klein ist (Abb. 14), und zweitens hängt die Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurven von der Adaptationstemperatur ab (Abb. 17). Diese Merkmale sind natürlich nicht unabhängig von einander. Die variierende Anstiegssteilheit bedingt automatisch eine Variation der Konstanzabweichung mit ΔT_p , aber diese Variation hat viele Gestaltungsmöglichkeiten. Es wird sich herausstellen, daß die tatsächlich nachgewiesene Form dieser Variation eine wichtige funktionelle Bedeutung hat. Aber erst muß die Frage der variierenden Anstiegssteilheit für sich allein behandelt werden.

Es liegt nahe, eine Änderung in der Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurven als eine Änderung in der Empfindlichkeit zu deuten. Man würde dann folgern, daß zwischen 15°C und 40°C bei fallenden Adaptationstemperaturen die Empfindlichkeit für Temperaturherabsetzungen zunimmt und die für Temperaturerhöhungen abnimmt. Haben andere Untersuchungen einen solchen Zusammenhang gefunden? Empfindlichkeitsmessungen an Menschen sind von Kenshalo (1976) und von Johnson et al. (1973) unternommen worden. Kenshalo (1976)

hat die Schwelle für eine Empfindungsänderung bei Adaptationstemperaturen zwischen 28°C und 40°C gemessen. Er fand tatsächlich eine Zunahme der Empfindlichkeit für Temperaturherabsetzungen bei fallender Adaptationstemperatur in dem Bereich zwischen 40°C und 31°C. Aber unterhalb dieser letzten Temperatur wurde keine weitere Zunahme der Empfindlichkeit beobachtet. Ähnliches gilt für Temperaturerhöhungen bei zunehmender Adaptationstemperatur. Oberhalb einer Adaptationstemperatur von 37°C wurde keine weitere Zunahme der Empfindlichkeit gemessen. Johnson et al. (1973) haben Messungen der Unterschiedsschwelle für konsekutiv gepaarte Temperaturreize durchgeführt, und fanden keine signifikanten Effekte der Adaptationstemperatur. Dies liegt möglicherweise an der Versuchsmethode. Die Autoren dieser beiden Arbeiten haben den Adaptationstemperaturbereich unterhalb 25°C nicht untersucht.

Die Ergebnisse von Kenshalo (1976) stimmen im allgemeinen überein mit den Erwartungen aus den dicheirischen Abgleichsversuchen. Mit steigender Adaptationstemperatur wird der Mensch empfindlicher für eine weitere Temperaturzunahme, mit fallender Adaptationstemperatur wird er empfindlicher für ein weiteres Absinken. Dies ist in funktioneller Hinsicht auch sinnvoll, weil mit zunehmender Abweichung der Hauttemperatur von ihrem normalen Wert die thermoregulatorischen Kosten höher werden. Aber nach den Ergebnissen von Kenshalo (1976) hört dieser Effekt bei Adaptationstemperaturen unterhalb 30°C auf.

Der Grund liegt möglicherweise in einem erhöhten Rauschen des Systems. Neuere Untersuchungen über die Funktionsweise der Kaltrezeptoren haben nämlich gezeigt, daß obwohl der statische Entladungsmuster dieser Rezeptoren bei Adaptationstemperaturen in einem mittleren Bereich große Regelmäßigkeit aufweist, bei Adaptationstemperaturen außerhalb dieses Bereichs eine sehr unregelmäßige Impulsfolge zu sehen ist (Braun et al. 1980). Daher ist es denkbar, daß bei niedrigen Adaptationstemperaturen ein erhöhtes Rauschen die weitere Zunahme der Empfindlichkeit für Temperaturherabsetzungen verhindert ⁽²²⁾. In diesem Zusammenhang sind die Ergebnisse aus der Varianzanalyse der Abgleichsergebnisse von Interesse. Abbildung 24 zeigt, daß die Varianz der Abgleichungen bei niedrigen und hohen Adaptationstemperaturen stark zunimmt, wie man bei einem erhöhten Rauschen möglicherweise erwarten könnte.

Es lohnt sich jetzt an dieser Stelle zu überlegen, welche Vorgänge sich bei der Adaptation auf eine neue Temperatur abspielen. Zum Beispiel, nach einem Temperatursprung an der Haut um $+5^{\circ}\text{C}$ auf 37°C ist die Warmempfindung am Anfang ganz lebhaft. Mit der Zeit wird sie schwächer aber sie verschwindet nicht. Abbildung 19 zeigt, daß sie ein bestimmtes gleichbleibendes Niveau erreicht. Wenn wir nicht anders wüßten, würden wir denken, daß auch die Empfindlichkeit auf ähnliche Weise abklingt. Aber es stellt sich als ganz anders heraus: Abbildung 9 zeigt nämlich, daß mit steigender Adaptationstemperatur die Reiz-Empfindungs-Kurve für

Stoff	b	ΔT^*
Kupfer	35,92	9,54
Eisen	14,79	8,96
Glas	1,465	4,6
Holz	0,313	1,54
Kork	0,125	0,68

Tabelle 7

Wärmeeindringzahlen b ($\text{kJ} \cdot \text{s}^{-1/2} \cdot \text{m}^{-2} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) von verschiedenen Stoffen. Die zweite Spalte zeigt den an der Hautoberfläche theoretisch erwarteten Temperatursprung ΔT^* ($^\circ\text{C}$) bei Kontakt mit einem 10°C wärmeren Objekt des jeweiligen Stoffes.

Warmempfindungen steiler wird, während die für Kaltempfindungen flacher wird. Dies bedeutet in dem jetzigen Beispiel, daß die Empfindung abklingt aber die Empfindlichkeit für eine weitere Temperaturerhöhung steigt und die für ein erneutes Absinken der Temperatur fällt.

Das andere wichtige Merkmal der Versuchsergebnisse, das am Anfang dieses Abschnitts hervorgehoben wurde, war das Erreichen der maximalen Konstanzabweichung bei kleinem ΔT_p . In Abschnitt 2.1 wurde eine Liste der verschiedenen Funktionen der Temperaturrezeptoren aufgestellt. Gibt es hier eine Funktion, die diese Konstanzabweichung bei niedrigem ΔT_p als vorteilhaft erklären könnte? Es gibt in der Tat eine solche Funktion, und diese ist die Objektdiskriminierung. Die

Objektdiskriminierung durch den Temperatursinn wird erst möglich wenn zwei Stoffe in ihren für die Wärmeübertragung maßgebenden Stoffkonstanten unterschiedlich sind. Solche Unterschiede wirken sich unter theoretisch idealen Bedingungen in einer Änderung des an der Hautoberfläche durch Kontakt mit dem Objekt verursachten Temperatursprungs aus. Die theoretischen Grundlagen für das Verstehen dieses Problems wurden schon in Abschnitt 2.2(b) besprochen. Tabelle 7 zeigt die Temperatursprünge an der Hautoberfläche, die theoretisch nach Kontakt mit Objekten verschiedener Stoffe, die alle 10°C kühler als die Haut sind, bewirkt werden, zusammen mit den maßgeblichen Stoffkonstanten. Diese Werte sind unter idealen Bedingungen unabhängig von der Adaptationstemperatur. Daher ist bei Stoffunterscheidung Information über die Adaptationstemperatur überflüssig ⁽²³⁾. Einzig und allein sind die Stoffkonstanten des Objektes und der Temperaturunterschied zwischen Haut und Objekt von Bedeutung.

Die in Abb. 9 (a - f) sichtbare Abweichung von Konstanz nimmt die Form einer Ausbauchung gegen die $c = 0$ Linie. Abgleichungen, die tatsächlich auf der $c = 0$ Linie liegen würden, würden die Adaptationstemperatur T_{Ap} überhaupt nicht berücksichtigen, d.h. sie würden keine Information über T_{Ap} enthalten (s. Abschnitt 4.1 für eine Definition von c in Bezug auf T_{A} und T). In dem Raum zwischen den $c = 1$ und $c = 0$ Linien wird T_{Ap} nur zum Teil berücksichtigt, so daß die Konstanzabweichung in diesem Bereich tatsächlich eine relative Untergewichtung der Adaptationstemperatur bedeutet.

Offensichtlich spielte in den Abgleichungen, bei denen die Objekttemperatur nicht weit von der Adaptationstemperatur war ΔT_p selbst eine relativ übergeordnete Rolle (24).

Die Objektdiskriminierung durch Stoffunterscheidung und damit verbundene Vernachlässigung der Information aus der Adaptationstemperatur kann ein hinreichender Grund für die nachgewiesenen Abweichungen von Konstanz nur sein, wenn der Temperaturbereich, in dem diese Unterscheidung von Stoffen hauptsächlich stattfindet mit dem um die Adaptationstemperatur liegenden Temperaturbereich der hohen Konstanzabweichung zusammenfällt. Dies ist tatsächlich der Fall. Es wird angenommen, daß der Gegenstand, dessen Stoffeigenschaften von Interesse sind, die Umgebungstemperatur, die meistens mit der herrschenden Lufttemperatur zusammenfällt, angenommen hat. Werner und Reents (1980) haben gezeigt, daß die Temperaturen der Körperextremitäten nur in einem begrenzten Maß reguliert werden. Wenn der gesamte Körper der Umgebungstemperatur ausgesetzt wird, liegt die Hautoberflächentemperatur der Hand viel näher an dieser Umgebungstemperatur als an der Körpertemperatur. Obwohl dieser Effekt bei normal bekleideten Menschen sicherlich weniger drastisch ausfällt, kann angenommen werden, daß die Hauttemperatur der Hand gewissermaßen der Lufttemperatur folgt. Daher sind verhältnismäßig kleine Temperatursprünge bei der Stoffunterscheidung zu erwarten, einmal weil die Temperaturen von Hand und Objekt nahe aneinander liegen, und einmal weil der durch Kontakt hervorgerufene Temperatursprung bei vielen Stoffen noch viel

kleiner ist. Kleine Temperatursprünge bedeuten Temperaturen in der Nähe der Adaptationstemperatur. Damit ist ein wichtiger Grund für die Abweichung von der Objekttemperaturkonstanz der Temperaturempfindungen in diesem Temperaturbereich gefunden worden. Diese Abweichung kann sogar als ein funktionell bedeutender Konstanzverzicht bezeichnet werden.

Man kann das Ergebnis dieser Überlegungen summarisch auf folgende Weise darstellen. Information über die objektive Temperatur der Gegenstände, die in thermischem Gleichgewicht mit der Umgebung sind, ist von untergeordnetem Interesse für den Menschen. Wenn solche Gegenstände betastet werden, geht diese Information teilweise verloren. Aber Information über ihre Stoffeigenschaften ist von großer Bedeutung und wird bei jeder Berührung vollständig erhalten. Im Gegensatz dazu ist die Objekttemperatur von großem Interesse bei Gegenständen, die eine von der Umgebungstemperatur stark abweichende Temperatur haben, und die von der Adaptationstemperatur abhängigen Änderungen in der Steigung der Reiz-Empfindungs-Kurven stellen sicher, daß in diesem Temperaturbereich eine annähernde Objekttemperaturkonstanz vorhanden ist.

Die Konstanz der Objekttemperaturwahrnehmung ist daher offensichtlich keine absolute Anforderung. Sie muß erst mit den anderen Erfordernissen des Wahrnehmungssystems, insbesondere der Empfindlichkeit für Änderungen und Unterschiede in der Temperatur, abgewogen werden. Gibt es Beispiele für einen solche Konstanzverzicht auch bei anderen Sinnen? Die

Helligkeitskonstanz ist sehr viel untersucht worden und wird durch ähnliche Kompromisse mit anderen Anforderungen an das visuelle System gekennzeichnet. Wie die tägliche Beobachtung zeigt, erscheint eine bestimmte schwarze Fläche immer schwarz, und eine weiße Fläche immer weiß unter einer Beleuchtungsintensität, die innerhalb mehreren Größenordnungen variiert werden kann, z.B. zwischen abgeblendetem künstlichem Licht und strahlendem Sonnenschein. Dies ist der Fall, obwohl die schwarze Fläche im Sonnenschein eine höhere Leuchtdichte hat als die weiße Fläche im abgeblendeten künstlichen Licht. Allerdings bei quantitativer Untersuchung stellt es sich heraus, daß eine vollständige Helligkeitskonstanz, bei der die wahrgenommene Helligkeit sich ausschließlich auf den Reflexionsgrad der Fläche bezieht, nur unter eng begrenzten Bedingungen erreicht wird.

Jameson und Hurvich (1961) führten Abgleichsversuche durch, bei denen die Leuchtdichte eines Prüffeldes und die seines Hintergrunds immer in einem festen Verhältnis standen. Die absolute Leuchtdichte der beiden Felder wurde in einem Bereich von 1,1 logarithmischen Einheiten variiert. Die Versuchspersonen mußten das Licht eines Abgleichsfeldes so einstellen, daß Prüffeld und Abgleichsfeld gleich hell waren. In den Ergebnissen fand man bei einem niedrigen Verhältnis von Prüf- zu Hintergrundslicht eine erhebliche Unterkonstanz und bei einem hohen Verhältnis eine Überkonstanz. Bei einem bestimmten Verhältnis mitten zwischen diesen Extremen wurde vollständige Konstanz erreicht. Ohne

näher auf mögliche Gründe für diese Unterschiede einzugehen, kann man doch eine wesentliche allgemeine Schlußfolgerung ziehen: die einzelnen Sinne sind nicht dazu da, nur "eindimensionale" Information über die Umwelt des Menschen zu geben. Jede Sinnesmodalität liefert einen mehrdimensionalen Eindruck, so daß eine Konstanzleistung, die ausschließlich auf einer dieser Dimensionen zu Lasten der anderen ausgerichtet wäre, eine Verarmung der Sinnesumwelt zur Folge haben würde.

Letztlich soll der Drei-Schalen-Versuch im Licht dieser Schlußfolgerungen neu betrachtet werden. Der Versuch stellt sich jetzt als ein besonderer Effekt dar, der nur realisiert werden kann unter Bedingungen, die im täglichen Leben nicht vorkommen. Die Prüftemperatur muß zwischen den beiden Adaptationstemperaturen liegen, um überhaupt gleichzeitig warme und kalte Empfindungen zu erzeugen. Die beiden unterschiedlichen Adaptationstemperaturen müssen weit auseinander liegen, um einen großen Unterschied zwischen den beiden Händen in Bezug auf ihre Temperaturänderung zu erreichen. Aber sie dürfen nicht zu weit auseinander liegen, sonst wird dies durch die verminderte Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurve teilweise ausgeglichen. In den Vorversuchen wurde gelegentlich beobachtet, daß bei sehr extremen Adaptationstemperaturen (z.B. 13°C und 45°C) der Effekt weniger beeindruckend war. Die Adaptationstemperaturen und Prüftemperatur, die in dem Versuch normalerweise verwendet werden, sind tatsächlich die einzigen, bei denen ein

wirklich imponierender Effekt erreicht werden kann.

5.2 Sinnesphysiologische Interpretation

Im folgenden sollen die Phänomene, die durch verschiedene Kombinationen aus Adaptationstemperatur und Objekttemperatur produziert und psychophysisch als Empfindungen gemessen wurden, in Bezug auf die ihnen zugrundeliegenden sinnesphysiologischen Vorgänge untersucht werden. Die Eigenschaften, die hier besprochen werden, sind (a) der Verlauf der vollständig adaptierten (statischen) Empfindungskurve, (b) die Intensität der statischen im Vergleich zu der dynamischen Empfindung, (c) die Adaptationstemperaturabhängigkeit der Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurve, (d) die Linearität der Reiz-Empfindungs Kurve, und (e) die Adaptationskinetik.

Eine mögliche Vorgehensweise ist das Aufstellen eines sehr einfachen Modells, das die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung beschreibt. Ein solches Modell fördert neue Kenntnisse, wenn es als verifizierbare Hypothese über die neuronale Organization des Sinnessystems weiterentwickelt wird. Es stellt sich aber schnell das Problem, daß aus einem einzelnen Modell eine Vielzahl von solchen Hypothese entwickelt werden können. Die unter den eingesetzten experimentellen Bedingungen einfachste Interpretationsmöglichkeit ist außerdem nicht unbedingt auch dann die einfachste Lösung, wenn auch andere Parameter wie Fläche und

mögliche Tastkomponente der Empfindung einbezogen werden müssen. Es gibt also keine zuverlässigen Kriterien, die es erlauben, ein solches Modell als ersten Schritt in der Interpretation aufzustellen (Horridge 1983).

Die hier eingeschlagene Vorgehensweise wird diese Einschränkung berücksichtigen. Die Interpretation wird sich zuerst in Abschnitt 5.2.1 auf einen direkten Vergleich mit den beim Menschen und anderen Säugetieren, insbesondere Primaten, bekannten Eigenschaften der kutanen niedrighschwelligen spezifischen Temperaturrezeptoren beschränken. Bei diesem Vergleich wird es klar werden, daß diese Eigenschaften allein die Ergebnisse der Abgleichsversuche nicht erklären können. Daher wird in Abschnitt 5.2.2 erörtert, ob Eigenschaften von anderen Rezeptoren herangezogen werden müssen. Die Beteiligung von mehr als einem Rezeptortyp an dem Zustandekommen von einer bestimmten Qualität von Temperaturempfindung (z.B. "kalt") bringt auch eine bedeutendere Rolle des ZNS in der Erregungsverarbeitung mit sich. Die Frage, inwieweit die zentrale Verarbeitung für besondere Merkmale der Versuchsergebnisse verantwortlich ist, wird in Abschnitt 5.2.3 besprochen.

Anhand der Diskussion in Abschnitt 5.2.3 wird ein Modell vorgeschlagen und in Kapitel 6 weiter untersucht. Obwohl das Modell in erster Linie die Ergebnisse nur beschreibt, liefert es auch eine mögliche Erklärung auf neuro-naler Ebene. Der besondere Vorteil des Modells ist seine Übereinstimmung mit den in der Einleitung besprochenen theo-

retischen Voraussetzungen für die Objekttemperaturkonstanz.

5.2.1 Vergleich mit niedrigschwelligen spezifischen Temperaturrezeptoren

(a) Statische Empfindung

Bei Affen, Katzen und anderen Säugetieren beschreibt eine charakteristische Glockenkurve mit Maximum zwischen 25°C und 30°C die mittlere statische Impulsfrequenz der Kaltrezeptoren bei verschiedenen Adaptationstemperaturen. Die statische Impulsfrequenz der Rezeptoren fällt unterhalb 25°C wieder ab, obwohl die vollständig adaptierte, statische Empfindung beim Menschen im kalten Bereich zumindest bis zu einer Adaptationstemperatur von 15°C noch steigt (Abb. 19). Eine mögliche Erklärung dafür wäre es, wenn die Kodierung für statische Temperaturempfindungen nicht der mittleren Impulsfrequenz aller Fasern, sondern der Verteilung der Erregung zwischen Kaltfasern mit unterschiedlichen statischen Kennlinien entspräche (Hensel 1983). Umfangreiche Untersuchungen an Katzen zeigen, daß das Maximum der statischen Impulsfrequenz von einzelnen Fasern, im Gegensatz zum mittleren Maximum aller Fasern, bei Adaptationstemperaturen zwischen -5°C und $+40^{\circ}\text{C}$ liegen kann (Schäfer et al. 1984). Andere Untersuchungen zeigen, daß auch die nachgeschalteten Neurone im ZNS, bei denen es eine beträchtliche Konvergenz der primären afferenten Kaltfasern gibt, unterschiedliche statische Maxima haben, und somit Information über Erre-

gungsverteilung konservieren können (Hensel 1981).

In dem warmen Bereich der statischen Empfindungskurve decken sich weitgehend Empfindungsintensität und statische Impulsfrequenz der Warmfasern beim Menschen (Konietzny 1982).

(b) Intensität von statischen verglichen mit dynamischen Empfindungen

Für Kaltfasern ist das Verhältnis des statischen Maximums zu dem dynamischen Maximum der Impulsfrequenz ungefähr 10:1. Dies soll verglichen werden mit dem Verhältnis von ungefähr 2:1 zwischen der dynamischen Empfindungsintensität bei einem beliebigen Temperatursprung und der statischen Empfindungsintensität nach vollständiger Adaptation an die Endtemperatur dieses Sprungs (s. Abschnitt 4.3). Die den Kaltafferenten nachgeschalteten Neurone des Trigeminalsystems zeigen auch eine Herabsetzung des Verhältnisses der Impulsfrequenz der dynamischen zu der statischen Antwort (Poulos und Molt 1976). Diese Herabsetzung steht möglicherweise im Zusammenhang mit dem postulierten zentralen zeitlichen Integrator (Kenshalo und Duclaux 1977), der die Unabhängigkeit der Temperaturempfindungen von der Geschwindigkeit der Temperaturänderung erklären soll.

(c) Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurve

Der Regressionskoeffizient b_w der Reiz-Empfindungs-Kurven im warmen Bereich wird mit höheren Adaptationstempe-

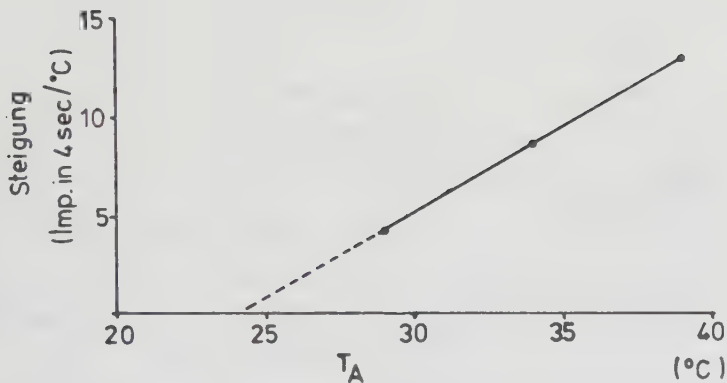


Abb. 29: Steigung der mittleren Reiz-Antwort Funktion der Warmfasern des Affens *M. nemestrina*, in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur T_A . Die Angaben sind aus Abb. 10 (mean intensity functions) in Darian-Smith et al. (1979) entnommen worden.

raturen größer. Leider sind die Kurven in diesem Bereich nicht besonders linear (Abb. 16). Die Reiz-Antwort-Funktionen für Temperatursprünge bei Warmfasern des Rhesusaffen sind linear, und ihre Steigung ist direkt proportional der Adaptationstemperatur (Abb. 29), wenn diese zwischen 29°C und 39°C liegt (Darian-Smith et al. 1979). Extrapoliert man aus der Kurve in Abb. 29, kommt man zu dem Schluß, daß bei einer Adaptationstemperatur von 24°C die Steigung der Reiz-Antwort-Funktion auf Null fällt. Möglicherweise muß ein Temperatursprung aus einer Adaptationstemperatur unterhalb dieses Niveaus die Hauttemperatur erst über 24°C bringen, bevor eine Warmfaserantwort ausgelöst wird. Dies deckt sich besonders gut mit der Tatsache, daß 26°C die niedrigste

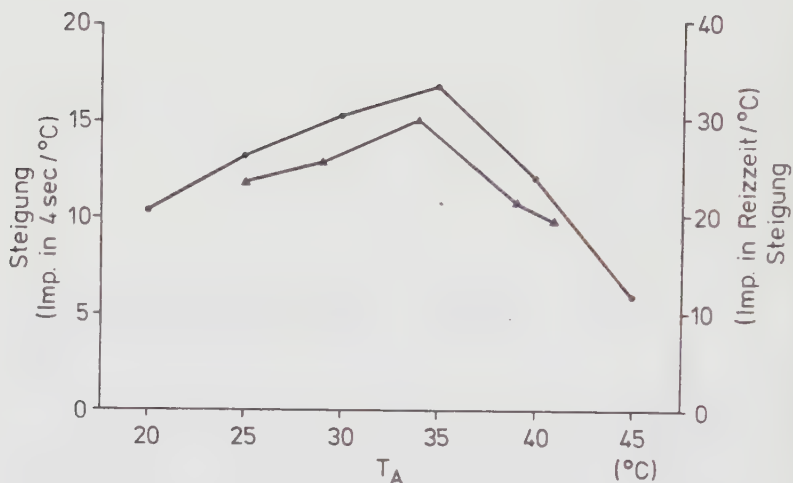


Abb. 30: Steigung der mittleren Reiz-Antwort Funktion der Kaltfasern des Affens *M. mulatta*, in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur T_A . ● Temperaturrampen von $0,4 \text{ } ^\circ\text{C} \cdot \text{sec}^{-1}$ (rechte Ordinate), Angaben aus Abb. 7B in Kenshalo und Duclaux (1977). ▲ Temperatursprünge (linke Ordinate), Angaben aus Abb. 13 in Darian-Smith et al. (1973).

Objekttemperatur in den Abgleichsversuchen überhaupt war, bei der eine Warmempfindung ausgelöst werden konnte. Im großen und ganzen darf angenommen werden, daß die Warmrezeptoren selbst die Abhängigkeit des Regressionskoeffizienten b_w und auch der Steigung der doppellogarithmisch aufgetragenen Kurven in Abb. 18 von der Adaptationstemperatur verursachen.

Das Verhältnis zwischen dem Regressionskoeffizienten b_k

im kalten Bereich der Reiz-Empfindungs-Kurven und der Adaptationstemperatur (s. Abb. 17) hat keine Entsprechung bei den bisher in Veröffentlichungen beschriebenen spezifischen Kaltrezeptoren. Die Steigung der Reiz-Antwort-Funktion bei den niedrigschwelligen spezifischen Kaltrezeptoren ändert sich auf ganz andere Weise mit der Adaptationstemperatur. Abbildung 30 zeigt dies (●) für Temperaturrampen (Kenshalo und Duclaux 1977) und (▲) für Temperatursprünge (Darian-Smith et al. 1973). Bei den Kaltrezeptoren ist die Steigung der mittleren Rezeptorantwort auf einen negativen Temperatursprung bei Adaptationstemperaturen zwischen 30°C und 35°C etwas höher als bei höheren oder tieferen Adaptationstemperaturen ⁽²⁵⁾. Die in Abb. 17 ersichtliche zunehmende Steigung bei niedrigeren Adaptationstemperaturen ist bei den spezifischen Kaltfasern nicht zu beobachten.

(d) Linearität der Reiz-Empfindungs-Kurve

Der Kontrollversuch mit der Methode der Halbierung zeigte, daß bei dem eingesetzten Versuchspersonenkollektiv ein nahezu lineares Verhältnis zwischen Temperaturänderung und mittlerer Empfindungsintensität auch über einen großen (bei Kaltempfindungen bis zu 20°C) dynamischen Bereich besteht. Die Hauptversuche zeigten, daß im kalten Bereich der Reiz-Empfindungs Kurve diese Linearität bei anderen Adaptationstemperaturen auch vorhanden ist. Stevens und Stevens (1960) haben auch gezeigt, daß die kalten Empfindungen über einen Bereich von 30°C eine lineare Beziehung zur Temperaturänderung haben. Wo die Rezeptorantwort bei großen Tempe-

raturssprüngen untersucht wurde (Poulos 1971) stellte es sich heraus, daß viele Kaltrezeptoren nur innerhalb eines engen dynamischen Bereichs von 10°C eine solche Linearität (26) aufweisen. Möglicherweise wird durch Variationen in der Empfindlichkeit der einzelnen Rezeptoren innerhalb der Rezeptorpopulation ein größerer dynamischer Bereich erreicht (Poulos und Molt 1976).

(e) Adaptationskinetik

Spezifische Kaltrezeptoren erreichen ihre statische Entladungsfrequenz innerhalb 20 bis 30 sec nach einer Temperaturänderung. Warmrezeptoren brauchen eine noch kürzere Zeit. Auch die Erregbarkeitsverminderung, die manchmal der Antwort auf einem Reiz folgt, dauert bei Kaltfasern nur 40 sec (Darian-Smith et al. 1973). Die vollständige Adaptation der Temperaturempfindungen brauchte zwischen 15 min und 30 min, wenn diese nach einem Verfahren von Kenshalo (1976) gemessen wurde. In diesem Fall wurde keinen Unterschied in Bezug auf die Adaptationskinetik zwischen warmen und kalten Empfindungen beobachtet. Die mit der Temperatursäule gemessene Adaptationskinetik war anders (Abb. 20). Die Kaltadaptation dauerte weniger als 5 min und die Warmadaptation weniger als 2 min. Offensichtlich werden mit unterschiedlichen Methoden andere Adaptationsvorgänge gemessen. Eine Beobachtung von Beste (1977) ist von Bedeutung in diesem Zusammenhang. In einer typischen Drei-Schalen-Versuchsanordnung fand er, daß der Empfindungsunterschied zwischen den beiden Händen in dem Prüfbad zwischen 15 min

und 20 min dauerte, auch wenn das Aussetzen der beiden Hände an die Adaptationstemperaturen auf 5 min reduziert wurde.

Möglicherweise geht es um Adaptationsvorgänge auf zwei verschiedenen Ebenen des ZNS. Die kurz andauernde Adaptation, die an der Temperatursäule gemessen wurde, wird vielleicht durch die langen Zeitkonstanten der den Rezeptoren unmittelbar nachgeschalteten Neurone (Hensel 1981) verursacht. Die lang andauernde Adaptation könnte in den höheren Ebenen des ZNS stattfinden.

5.2.2 Andere temperatursensiblen Rezeptoren

Um den schon bei mehreren anderen Untersuchungen nachgewiesenen Mangel an Übereinstimmung zwischen den menschlichen Temperaturempfindungen und den Eigenschaften der niedrigschwelligen spezifischen Kaltrezeptoren zu erklären sind bisher zwei andere Rezeptortypen in Betracht gezogen worden. Die hochschwelligen spezifischen Kaltrezeptoren (LaMotte und Thalhammer 1982) haben einen dynamischen Bereich von bis zu 15°C und reagieren ohne vermindelter Antwort auch bei Adaptationstemperaturen unterhalb 15°C . Ihre statische Antwort ist beschränkt auf solche niedrige Adaptationstemperaturen, und sie antworten nur auf Temperatursprünge, die größer als ihre Schwelle (Temperaturänderungen von 1°C bis 9°C) sind. Sie sind mögliche Kandidaten für die Erweiterung des dynamischen Bereichs und die Erhöhung der statischen Antwort bei niedrigen Temperaturen. Die Adaptationstemperatur ist aber

ohne Einfluß auf die Steigung ihrer Reiz-Antwort-Funktion (LaMotte und Thalhammer 1982).

Die mögliche Rolle von temperatursensiblen Mechano-rezeptoren bei Temperaturempfindungen ist besonders von Poulos (1971) hervorgehoben worden. Poulos und Lende (1970a, 1970b) untersuchten temperatursensible Fasern in dem trigeminalen Ganglion von Affen und konnten das Verhalten der niedrighschwelligen spezifischen Kaltfasern mit dem der sogenannten thermomechanischen Fasern vergleichen. Während die ersteren sehr empfindlich innerhalb eines kleinen (10°C) dynamischen Bereichs reagieren, zeigten die letzteren eine kontinuierlich steigende Antwort über einen dynamischen Bereich von 20°C , und könnten daher eine Rolle bei der Wahrnehmung von großen Temperatursprüngen spielen. Der Mehrzahl der thermomechanischen Fasern hatte keine statische Antwort, so daß sie für die statische Empfindung keine Rolle spielen können. Die maximale Antwort auf einem thermischen Reiz war ungefähr so groß wie die auf einen mechanischen Reiz. Ähnliche Fasern sind bei anderen Tieren und auch beim Menschen gefunden worden, und sie werden gewöhnlich als thermosensible langsam adaptierenden (SAI und SAII) Mechanorezeptoren beschrieben. Burton et al. (1972) haben gezeigt, daß die Antwort auf einem Temperatursprung der temperatursensiblen SAII Mechanorezeptoren an der Haut des Hinterbeines der Katze stark abhängig von der Adaptationstemperatur ist. Die Steigung der Reiz-Antwort-Funktion ist bei hoher Adaptationstemperatur (41°C) mehr als zweimal größer als bei nied-

rigeren Adaptationstemperaturen (25°C). Das Verhältnis ist aber bei der Reiz-Empfindungs-Kurve am Menschen genau umgekehrt, so daß diese Rezeptoren allein keine direkte Erklärung für die Adaptationstemperaturabhängigkeit der Steigung dieser Kurve liefern können. Wegen der Zweideutigkeit der Antwort dieser Rezeptoren ist ihre Rolle bei der Temperaturrezeption als sehr zweifelhaft betrachtet worden (Necker 1983). Iggo (1969) hat sie als "unechte Thermorezeptoren" bezeichnet.

5.2.3 Die zentrale Verarbeitung

Weder bei den niedrigschwelligen noch bei den hochschwelligen spezifischen Kaltrezeptoren, noch bei den temperatursensiblen Mechanorezeptoren gibt es in den Rezeptoreigenschaften allein bei dem gegenwärtigen Stand des Wissens eine Erklärung für die Adaptationstemperaturabhängigkeit der Steigung b_k der Reiz-Empfindungs-Kurve. Damit bleibt das wesentlichste Merkmal der Versuchsergebnisse noch unerklärt. Obwohl die Existenz einer weiteren Rezeptorpopulation, deren Eigenschaften die psychophysischen Befunde vollständig erklärt, nicht ausgeschlossen werden kann, muß man sich auf Erklärungsmöglichkeiten, die durch die zentrale Verarbeitung gegeben sind, konzentrieren. Aus den schon oben genannten Gründen sollten solche Hypothese ihre Anhaltspunkte in der Sinnesphysiologie ebensoviel wie in der Psychophysik haben. Von den zwei möglichen Hypothesen beruht eine auf der Erregungsverteilung und die zweite auf der Erregungsverstärkung.

(a) Erregungsverteilung

Unterschiedliche Gestaltung der Adaptationstemperaturabhängigkeit in zwei verschiedenen Rezeptorpopulationen könnte im ZNS anhand der Erregungsverteilung zwischen ihnen ausgewertet werden. Zum Beispiel könnte die Erregung der temperatursensiblen SAII Mechanorezeptoren (T/M in Abb. 31(a)) eine hemmende Wirkung auf die den spezifischen Kaltrezeptoren (T) nachgeschalteten Neuronen haben. Diese Wirkung wäre bei höheren Adaptationstemperaturen größer (s. oben), und würde dann der gemessenen Adaptationstemperaturabhängigkeit der Reiz-Empfindungs-Kurve entsprechen (27).

Die von Kumazawa und Perl (1978) untersuchten Zellen der Randzone der dorsalen Wurzeln beim Rhesusaffen, die spezifisch auf Abkühlung der Haut reagierten und eine hemmende Einwirkung von leichten mechanischen Reizen außerhalb des thermisch rezeptiven Feldes aufweisen, zeigen, daß es Mechanorezeptoren mit hemmendem Einfluß auf die thermorezeptive afferente Bahn gibt. Ob diese Rezeptoren SAII Mechanorezeptoren sind ist nicht bekannt, aber sie würden ein physiologisches Substrat für den oben postulierten Mechanismus liefern. Ein solcher hemmender Einfluß von thermosensiblen Mechanorezeptoren auf die Verarbeitung von Temperaturreizen mußte sich auch bei psychophysischen Messungen beobachten lassen, so daß die Möglichkeit, diese Hypothese weiter zu prüfen, gegeben ist.

(b) Erregungsverstärkung

Formal können die Reiz-Empfindungs-Kurven in Abb. 15 wie folgt beschrieben werden:

$$\Delta T_a = f(T_{Ap}) + b_k \cdot \Delta T_p$$

wo $f(T_{Ap})$ die statische Empfindungskurve beschreibt. Da b_k eine Funktion der Adaptationstemperatur, $g(T_{Ap})$ ist (Abb. 17), ergibt sich durch Substitution:

$$\Delta T_a = f(T_{Ap}) + g(T_{Ap}) \cdot \Delta T_p$$

Die dynamische Komponente der Empfindung wird damit als Produkt von ΔT_p und einer Funktion der Adaptationstemperatur gegeben, so daß die Adaptationstemperatur als Verstärkungsfaktor eingeht. Was könnte die physiologische Ursache dieser variablen Verstärkung der Erregung sein?

Die naheliegendste Hypothese ist, daß die in der Rezeptorantwort gelieferte Information über statische Temperaturzustände (T_{Ap}) gespeichert und getrennt verarbeitet wird. Zellen, deren Impulsfrequenz eine Funktion der Adaptationstemperatur ist (d.h. steigt mit fallender T_{Ap}), könnten die Erregung von Zellen, die nur dynamisch antworten, modulieren (Abb. 31(b)). Wenn man sich eine Population von spezifischen Kaltrezeptoren am Eingang des abgebildeten Modells vorstellt, kann man auch die wesentlichsten Eigenschaften seiner Hauptglieder definieren. Die Frage, wie das statische Glied die Erregungsverteilung unter den Rezeptoren ausnützen könnte um eine lineare Funktion von T_{Ap} zu geben, wird hier nicht berücksichtigt. Das Modell bleibt in diesem und in vielen anderen Punkten unvollständig. Es besagt aber, daß

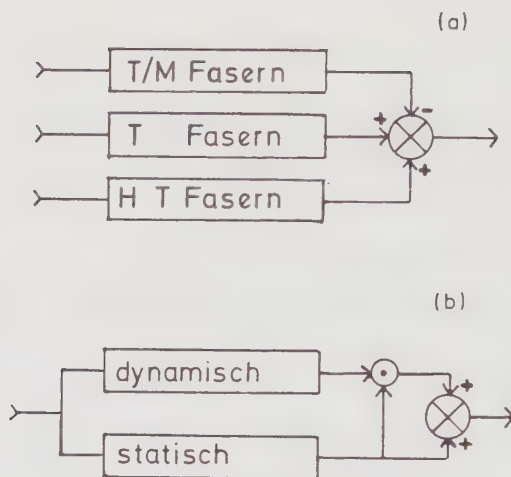


Abb. 31: Zwei mit den Versuchsergebnissen übereinstimmende Modelle der Verarbeitung von Information aus kutanen Kaltrezeptoren. (a) Modell der Erregungsverteilung mit hemmender Wirkung der T/M Rezeptoren. (b) Modell der Erregungsverstärkung.

die niedrigfrequenten und die hochfrequenten Teile der Rezeptorantwort in dem statischen bzw. dynamischen Glied getrennt verarbeitet werden, und daß die Adaptationstemperaturabhängigkeit der Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindung Kurven durch die Multiplikation des einen mit dem anderen erreicht wird. Um die in den Versuchsergebnissen gefundene unvollständige Objekttemperaturkonstanz zu erreichen, wird das Produkt dieser Multiplikation anschließend mit dem getrennt verarbeiteten niedrigfrequenten Teil der Rezeptorantwort summiert.

Allein durch das Vorhandensein eines Multiplikationsgliedes entstehen mehrere Realisierungsmöglichkeiten für dieses Modell. Wenn man es dann auch vervollständigen will (mit zeitlich begrenzter Integration in dem hochfrequenten Glied, getrennten Ausgängen für $f(T_{Ap})$ und $g(T_{Ap})$, u.s.w.), wachsen die durch zusätzliche Nichtlinearitäten entstandenen Möglichkeiten noch weiter. Es ist daher von Interesse, daß kortikale Zellen, die entweder statisch oder dynamisch auf die Temperatur reagieren im Totenkopffäffchen tatsächlich gefunden worden sind (Kreisman und Zimmerman 1973). Die gleichzeitig gefundenen dynamisch reagierenden Zellen wurden aber nicht parametrisch untersucht.

Ein wesentliches Merkmal dieses Modells ist seine Ähnlichkeit zu dem in der Einleitung (Abschnitt 2.2(b)) unter theoretischen Gesichtspunkten eingeführten Modells (Abb. 5). Auch in diesem Modell werden die Ausgänge eines niedrigfrequenten und eines hochfrequenten Glieds addiert. Der Unterschied besteht lediglich in dem Vorhandensein eines Multiplikationsglieds in dem jetzt vorgeschlagenen Modell. Aus diesem Grund ist eine weitere Untersuchung des Modells nicht nur hilfreich für die Darstellung und Erklärung der Versuchsergebnisse, sondern auch, um die Richtigkeit der theoretischen Annahmen zu prüfen. Diese Untersuchung wird im folgenden, letzten Kapitel besprochen.

6 Der künstliche Finger

Ein Ziel bei dem Bau eines Temperaturempfindungsmodells war der Beweis, daß die Ergebnisse der Abgleichsversuche mit dem in Abschnitt 5.2.3(b) postulierten Verarbeitungssystem simuliert werden können. Das zweite Ziel war die Bestätigung, daß für einen sehr träg reagierenden Temperaturfühler Gleichung (7) (s. Abschnitt 2.2(b)) in Bezug auf die Temperaturänderung bei Berührung eines Objektes tatsächlich gilt. Die Aufgabe des Simulationsmodells war die Aufnahme von Temperaturinformation mit einem unterhalb eines schlecht leitenden Materials liegenden Fühler und seine anschließende Verarbeitung. Das Modell mußte innerhalb kürzester Zeit Aussagen über Temperaturempfindungen machen, die die Abgleichsergebnisse simulierten. Um diese Ziele zu erreichen wurde ein künstlicher Finger gebaut. Dieser bestand aus einem aus Silikon-Kautschuk gegossenen Finger selbst und dem dazu gehörigen Gehirn, einem Apple II Mikrocomputer.

Der Finger (Abb. 32) wurde aus vulkanisiertem Silikon-Kautschuk RTV HB ⁽²⁸⁾ hergestellt, war 45 mm lang und hatte einen Durchmesser von 7,5 mm. Die Spitze des abgerundeten Endes war abgeflacht und enthielt einen in dem Abguß in 0,2 mm Tiefe eingebetteten Temperaturfühler. Der Fühler war ein in einer Glasperle eingeschlossener Thermistor (Heißleiter Typ K17 von Siemens). Der Thermistor war an den A/D Wandler (game port) des Mikrocomputers angeschlossen. Der in ganze

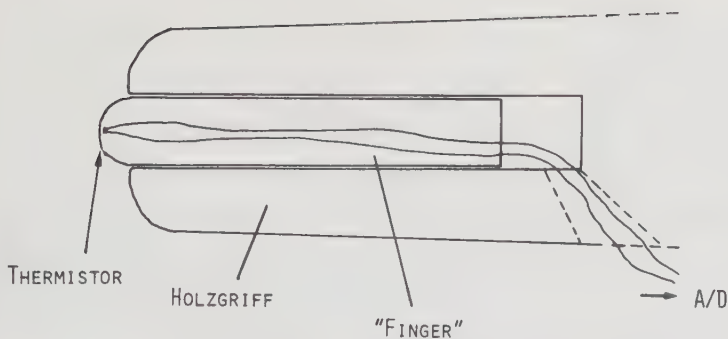


Abb. 32: Künstlicher Finger mit eingebettetem Temperaturfühler.

Zahlen zwischen 0 und 255 umgesetzte Widerstandswert wurde anhand einer in dem Mikrocomputer gespeicherten Eichfunktion in einen Meßwert für die Temperatur umgewandelt. Damit stand dem Computerprogramm, das das Reizverarbeitungssystem simulierte, die Fühlertemperatur jederzeit zur Verfügung.

Der künstliche Finger war in einen Holzgriff eingesenkt, so daß nur die Spitze herausragte. Sie konnte entweder mit der Hand fest gegen ein Objekt oder durch eine besondere Einrichtung gegen die Temperatursäule gedrückt werden. Durch diese Einrichtung konnte der künstliche Finger auf eine beliebige Temperatur "adaptiert" werden, wobei darauf geachtet wurde, daß diese Adaptation bis zum Erreichen eines Temperaturgleichgewichts dauerte. Ein Gegengewicht sicherte, daß der auf den Finger ausgeübte Druck konstant blieb.

Die Eichfunktion wurde empirisch gemessen. Der künst-

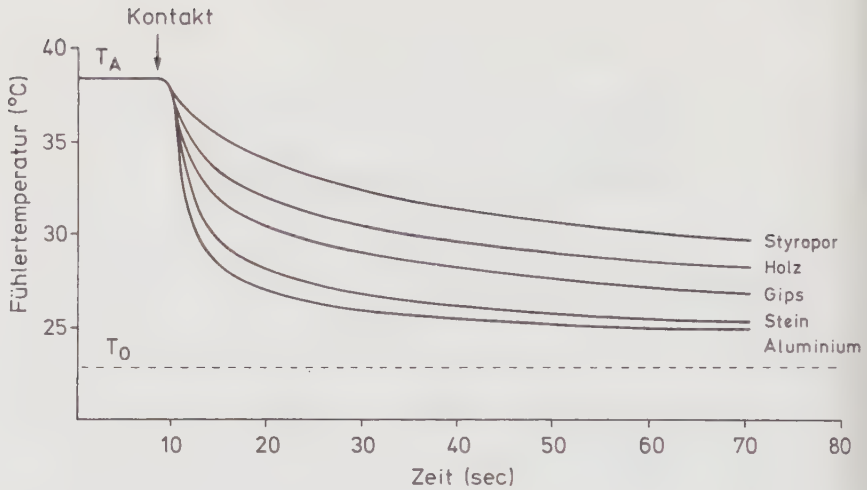


Abb. 33: Temperaturverlauf an dem Fühler des künstlichen Fingers, wenn der Finger gegen Objekte aus sechs unterschiedlichen Stoffen gedrückt wird ("Kontakt"). T_A ist die Adaptationstemperatur des Fingers und T_0 ist die Temperatur der Objekte.

liche Finger wurde in ein thermostatisches Wasserbad eingetaucht und die von dem A/D Umwandler produzierten Zahlen mit der Temperatur verglichen.

Abbildung 33 zeigt den Temperaturverlauf an dem Fühler, wenn der künstliche Finger gegen Objekte von unterschiedlichem Stoff gedrückt wird. Diese Objekte hatten alle tatsächlich dieselbe Temperatur (Lufttemperatur), aber die Temperaturasymptote, auf die die Fühlertemperatur abfällt ist für jeden Stoff anders ⁽²⁹⁾. Dies steht in Einklang mit den Erwartungen aus der in der Einleitung dargestellten Theorie.

Die Abbildung zeigt auch die Wirkung der isolierenden Schicht aus Silikon-Kautschuk, die die durch die Haut verursachte Verlangsamung der Temperaturänderung an der Rezeptorebene gut simulierte. Nach 2 sec Berührung mit dem Objekt erreichte die Temperaturänderung des Fühlers nur wenig mehr als die Hälfte ihres späteren asymptotischen Betrags. Die Temperatur des Objektes läßt sich daher anhand der Fühlertemperatur in dieser kurzen Zeit nur bestimmen, wenn sowohl die Adaptationstemperatur als der Temperaturunterschied zwischen Finger und Objekt (ΔT) berücksichtigt werden können. Dies ist ohne weiteres möglich, wenn Gleichung (2) gilt:

$$\Delta T^{**} = f(t) \cdot \Delta T$$

wobei in diesem Fall ΔT^{**} die Änderung der Fühlertemperatur ist (s. Abschnitt 2.2(b)). Es wird im folgenden gezeigt, daß diese Bedingung bei dem künstlichen Finger tatsächlich erfüllt wurde.

Der Zweck des Computermodells war die Simulation der Abgleichsergebnisse durch die in Abschnitt 5.2.3(b) postulierte Adaptationstemperaturabhängigkeit der Erregungsverstärkung. Das Modell wurde möglichst einfach gestaltet. Daher wurden einige bekannte Eigenschaften des Sinnessystem (z.B. die Rezeptorhemmung) überhaupt nicht berücksichtigt. Das Gesamtsystem bestand aus einem Kaltsystem und einem Warmsystem. Nur ein einzelner Temperaturfühler stand am Eingang der zwei Systeme. Positive Temperaturänderungen wurden in dem Warmsystem und negative Änderungen in dem Kaltsystem ausgewertet. Die Erregungsverstärkung des Kaltsystems war

proportional $T_K - T_A$ und die des Warmsystems proportional $T_A - T_H$, wobei T_K und T_H Konstanten waren. Die gewählte Symmetrie des Gesamtsystems bewirkte, daß der Indifferenzpunkt für völlig adaptierte Temperaturempfindungen bei $27,5^\circ\text{C}$ lag.

Das Flußdiagramm in Abb. 34 zeigt den Ablauf des Computerprogramms. Am Anfang wird T_A (Mittelwert von 30 nacheinanderfolgenden Fühlertemperaturmeßwerten) gemessen und gespeichert. Im nächsten Schritt wird die Fühlertemperatur nochmals gemessen, und der Unterschied $|\Delta T_1|$ zu dem unmittelbar vorausgehenden Meßwert ausgewertet. Übersteigt dieser die Schwelle nicht, wiederholt das Programm nach dem Neuberechnen von T_A und seiner Speicherung das Messen von $|\Delta T_1|$. Ist er höher als die Schwelle wird nach einer Pause von 3 sec die Fühlertemperatur wieder gemessen. Die während dieser Zeit eintretende Temperaturänderung (ΔT_2) wird dann entweder in dem Kaltsystem oder in dem Warmsystem ausgewertet. Der gespeicherte Wert von T_A wird bei dieser Berechnung eingesetzt. Nach der Addition im letzten Verarbeitungsschritt wird E, der Simulationswert für die Empfindung, auf dem Bildschirm angezeigt. Der ganze Vorgang kann nach einer Pause für das Neueinstellen der Adaptationstemperatur wiederholt werden.

In Experimenten mit dem künstlichen Finger wurden die Simulationswerte für E bei Andrücken des adaptierten Fingers an unterschiedlichen Säulentemperaturen gemessen. Die Konstanten $B = 0,37$, $T_K = 49,4$ und $T_H = 4,4$ wurden durch empirisches Ausprobieren gefunden. Beide Multiplikationsglieder

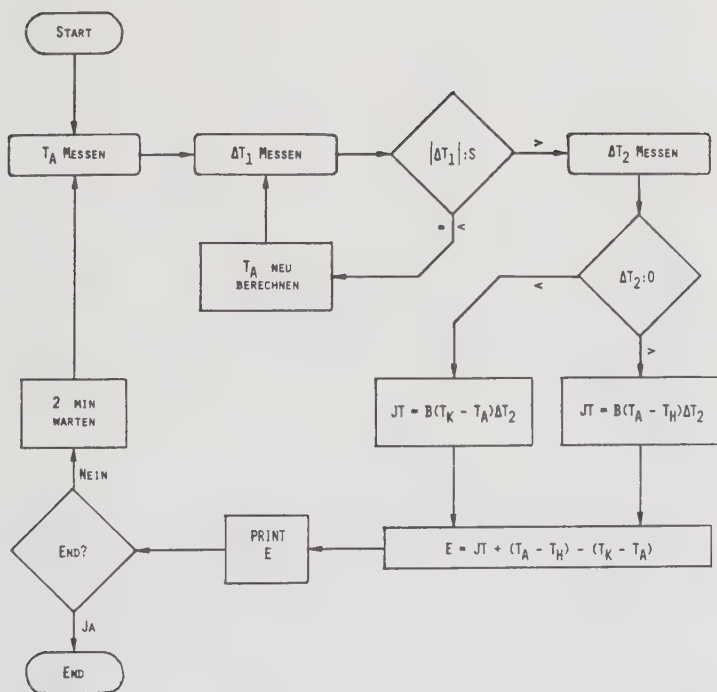


Abb. 34: Flußdiagramm des Mikrocomputerprogramms für den künstlichen Finger. B ist eine Konstante, die die Gewichtung von JT in E bestimmt. T_K und T_H sind Konstanten, die den Funktionsbereich des Systems bestimmen.

in dem Flußdiagramm (Abb. 34) haben bei einer Adaptationstemperatur von $27,5^\circ\text{C}$ den selben Wert. Folglich soll der Simulationswert E bei dieser Adaptationstemperatur eine lineare Funktion der Säulentemperatur T_0 sein. Abbildung 35 zeigt die Ergebnisse aus einem solchen Versuch, mit E auf der Ordinate und T_0 auf der Abszisse. Die Meßpunkte liegen

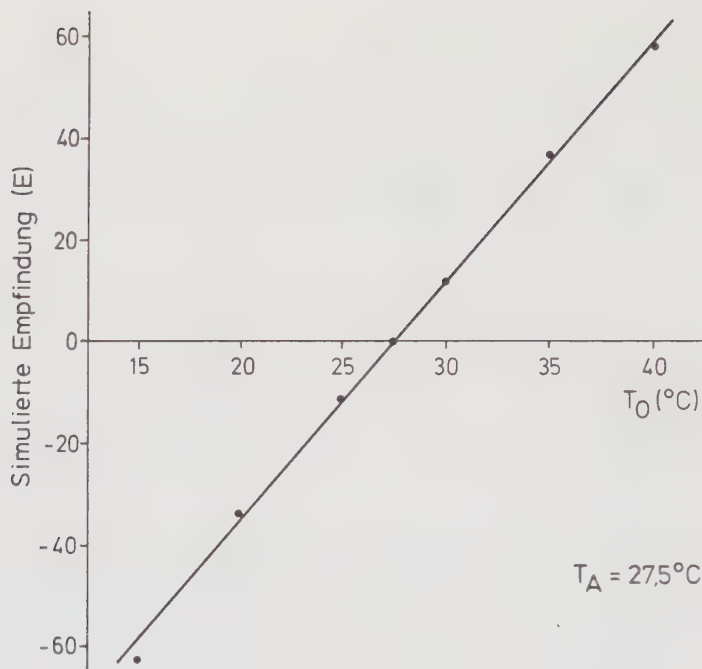


Abb. 35: Simulierte Empfindung E des künstlichen Fingers bei einer Adaptationstemperatur von $T_A = 27,5^\circ\text{C}$. Die Abszisse zeigt die Säulentemperatur T_0 an dem Ort, wo der Finger angedrückt wird. Die sechs Meßpunkte liegen auf einer Geraden.

tatsächlich auf einer Geraden.

Abbildung 36 (a - d) zeigt das Verhältnis zwischen T_0 und E für den künstlichen Finger nach Adaptation bei 20°C , 25°C , 30°C und 35°C . Um diese Abbildungen mit Abb 9 (c - f) vergleichbar zu machen sind Linien für $c = 1$ eingetragen, denen die Gerade in Abb. 35 zugrundeliegt. Die Übereinstim-

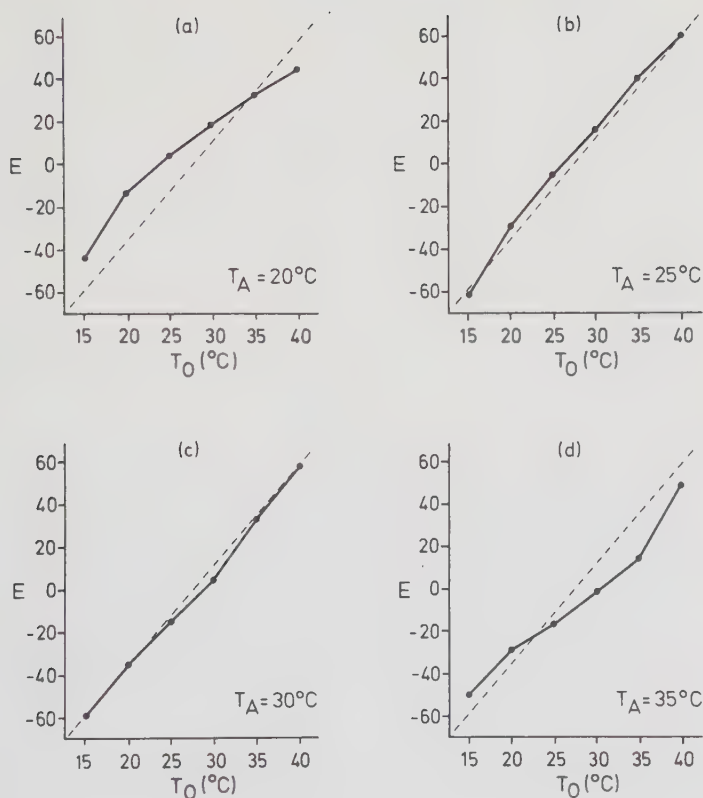


Abb. 36 (a - d): Verhältnis zwischen der simulierten Empfindung E des künstlichen Fingers und der Säulentemperatur T_O an dem Ort, wo der Finger angedrückt wurde, für vier verschiedene Adaptationstemperaturen des Fingers. Die gestrichelte Linie zeigt die bei $T_A = 27,5^{\circ}\text{C}$ entstehende und in Abb. 35 dargestellte Gerade. Sie dient als Bezugslinie ($c = 1$) um die Konstanzleistung des künstlichen Fingers zu beurteilen.

mung zwischen den Abgleichsergebnissen bei den Adaptations-
temperaturen 25°C, 30°C, 35°C und 40°C und den Simulations-
werten des künstlichen Fingers bei 20°C, 25°C, 30°C und 35°C
ist angesichts der mit dem Simulationsmodell verbundenen
Vereinfachungen befriedigend. Die Adaptationstemperaturen
mit dem künstlichen Finger liegen 5°C tiefer wegen des 5°C
tieferen Indifferenzpunktes.

Die Versuche mit der künstlichen Finger zeigen, daß das
in Abb. 31(b) dargestellte Modell einige wesentliche Merk-
male der Verarbeitung von Temperaturreizen beschreiben kann.

Die erfolgreiche Entwicklung des künstlichen Fingers
bot zum Schluß Gelegenheit, auch die Übereinstimmung zwi-
schen Praxis und Theorie bei der Stoffunterscheidung zu
untersuchen. Auf Grund der in Abschnitt 2.2(b) gemachten
theoretischen Überlegungen wird in Bezug auf die Temperatur-
kurven in Abb. 33 erwartet, daß der Temperaturabfall eine
Funktion des Temperaturunterschieds zwischen dem künstlichen
Finger und dem Objekt, der Wärmeeindringzahl des Stoffs und
der Zeit ist:

$$\Delta T^{**} = \Delta T \left(\frac{b_{\text{Objekt}}}{b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Silikon-Kautschuk}}} \right) \cdot I(t)$$

Für gegebene Temperaturunterschied und Zeit soll er direkt
proportional zu $b_{\text{Objekt}} / (b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Silikon-Kautschuk}})$ sein.
Dies wurde anhand 7 Objekten von unterschiedlichen Stoffen
untersucht.

Stoff	b_{Objekt}	$f(b_{\text{Objekt}})$	$\Delta T^{**}/\Delta T$
Styropor	0,031	0,021	0,093 (0,004)
Holz	0,313	0,179	0,181 (0,012)
Gips	0,586	0,29	0,233 (0,016)
Silikon-Kautschuk	1,434	0,5	0,253 (0,024)
Glas	1,465	0,505	0,252 (0,022)
Stein	2,511	0,637	0,337 (0,027)
Aluminium	19,084	0,93	0,444 (0,022)

Tabelle 8

Mittelwerte und Standardabweichungen (in Klammern) der mit dem Fühler des künstlichen Fingers gemessenen Temperaturänderungen ΔT^{**} ($^{\circ}\text{C}$) bei Kontakt mit verschiedenen Stoffen. Die Temperaturänderung wird als Proportion des Temperaturunterschieds ΔT ($^{\circ}\text{C}$) zwischen Objekt und Finger ausgedrückt. Die erste Spalte zeigt die Wärmeeindringzahlen ($\text{kJ}\cdot\text{s}^{-1/2}\cdot\text{m}^{-2}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$) der Stoffe.

Das Computerprogramm wurde so modifiziert, daß die bei Berührung mit dem Objekt eintretende Temperaturänderung ΔT_2 (Abb. 34), geteilt durch den Temperaturunterschied zwischen Finger und Objekt, an dem Bildschirm als $\Delta T^{**}/\Delta T$ angezeigt wurde. Die untersuchten Stoffe waren Aluminium, Stein (mit hohem Quarzanteil), Glas, Silikon-Kautschuk, Gips, Holz und Styropor. Tabelle 8 zeigt die in der Literatur ⁽³⁰⁾ angegebenen Wärmeeindringzahlen für diese Stoffe. Lediglich die Wärmeeindringzahl für Silikon-Kautschuk wurde im Rahmen dieser Arbeit nach dem Verfahren von Krischer (1954) von dem Autor selbst gemessen.

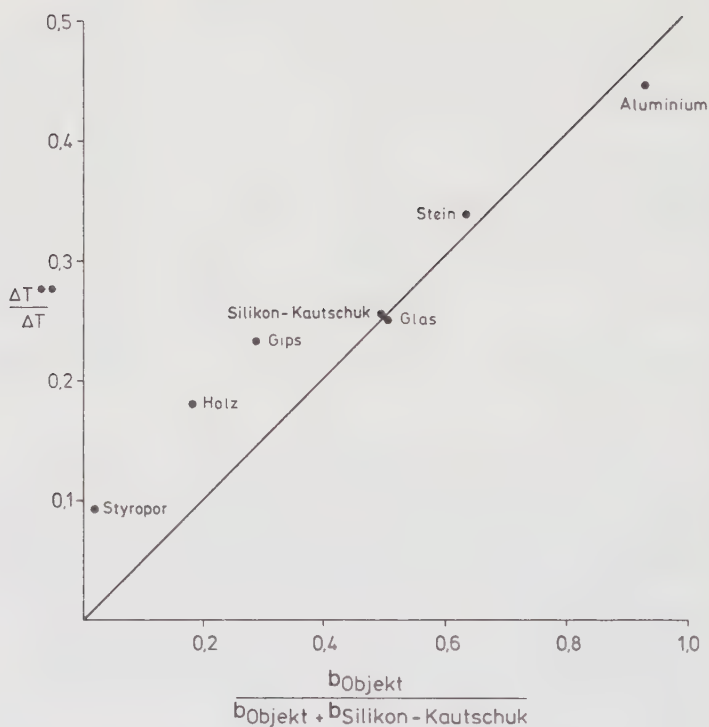


Abb. 37: Das Verhältnis zwischen der Temperaturänderung ($\Delta T^{**}/\Delta T$) am Fühler des künstlichen Fingers und der Wärmeeindringzahl des Stoffes des getesteten Objekts. Die Abszisse zeigt eine Funktion dieser Wärmeeindringzahl. Aus theoretischen Gründen wurde eine lineare Beziehung zwischen $\Delta T^{**}/\Delta T$ und dieser Funktion erwartet.

Es wurden keine besondere Probestücke hergestellt. Stattdessen wurden 7 zufällig vorhandene Objekte angewendet. Die Temperaturänderung in dem künstlichen Finger bei Berührung mit dem Stoff wurde mit allen Objekten zwanzigmal ge-

messen. Die Mittelwerte und die Standardabweichungen der Meßwerte sind in Tabelle 8 eingetragen. In Abb. 37 werden diese Mittelwerte in Abhängigkeit von

$b_{\text{Objekt}} / (b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Silikon-Kautschuk}})$ dargestellt.

Aus der Theorie wurde erwartet, daß die Meßwerte für $\Delta T^{**}/\Delta T$ auf einer Geraden mit positiver Anstiegssteilheit liegen. Die Meßwerte für Objekte, deren Wärmeeindringzahl höher als die des Fingers ($b_{\text{Silikon-Kautschuk}}$) ist, liegen tatsächlich auf einer solchen Gerade. Die $\Delta T^{**}/\Delta T$ Meßwerte für Objekte, deren Wärmeeindringzahl niedriger ist, liegen etwas höher als erwartet. Insgesamt aber gibt die theoretische Funktion eine verhältnismäßig gute Voraussage der Temperaturänderung (31).

Als besonderer Beweis für die Aussagefähigkeit des künstlichen Fingers bezüglich unterschiedlicher Stoffe wurde durch weiteres Modifizieren des Computerprogrammes die Anzeige des Fingers am Bildschirm so geändert, daß immer der Stoff eines mit dem Finger betasteten Objektes automatisch angezeigt wurde (z.B. "Holz", "Metall", u.s.w.). Als zusätzliche Information mußte in diesem Fall die Lufttemperatur gespeichert werden. Der künstliche Finger war in der Lage, zwischen Objekten aus Holz, Metall, Gips und Stein mit großer Zuverlässigkeit zu unterscheiden. Bei einer Probezahl von 40 war die Fehlerquote nur 5%. Die bei Menschen vorkommende Fehlerquote liegt wahrscheinlich in der selben Größenordnung, obwohl quantitative Untersuchungen darüber nicht vorliegen.

7 Zusammenfassung

Die Konstanz der Objekttemperaturwahrnehmung bei unterschiedlichen Adaptationsbedingungen wird untersucht mittels einer hier neu eingeführten Methode der dickeirischen Reizung. Der Drei-Schalen-Versuch und auch einige Erwartungen aus wärmeübertragungstheoretischen Gesichtspunkten lassen vermuten, daß die Konstanzleistung des Temperatursinnes nur unvollständig ist. Bei der dickeirischen Reizung handelt es sich um Abgleichsversuche, bei denen Versuchspersonen Objekttemperaturen aufsuchen, die an den beiden unterschiedlich adaptierten Händen gleiche Empfindungen produzieren.

In den Ergebnissen ist die Konstanz nahezu vollständig, wenn der Unterschied zwischen Adaptations- und Objekttemperatur groß ist. Bei einem kleinen Unterschied dagegen, wird die Empfindung in größerem Maß von dem Betrag der Temperaturänderung bestimmt. Der sich daraus ergebende Konstanzfehler kann als eine Voraussetzung für die Stoffunterscheidung, eine andere Funktion des Temperatursinnes, erklärt werden. Durch dieses überraschende Ergebnis werden (a) die Widersprüche des Drei-Schalen-Versuchs aufgelöst, und (b) der Prozeß der Erzeugung von Warm- und Kaltempfindungen als ein Kompromiß zwischen zwei Aufgaben verständlich.

Aus den Abgleichskurven können auch Reiz-Empfindungskurven für ein Kalt- und ein Warmsystem gewonnen werden, wobei der Reiz in dem Unterschied zwischen Adaptations- und

Objekttemperatur besteht. Ihre Anstiegssteilheit hängt von der Adaptationstemperatur ab. Dies läßt sich im Fall des Warmsystems, aber nicht des Kaltsystems, aus den Rezeptoreigenschaften erklären. Im Fall des Kaltsystems sind mögliche Erklärungen entweder in der Beteiligung von anderen Rezeptortypen und bzw. oder in der Verarbeitung im ZNS zu finden.

Die aus den Abgleichsergebnissen gewonnene statische Empfindungskurve ist vergleichbar mit denen, die schon von anderen nachgewiesen wurden.

Im experimentellen Teil der Arbeit werden außerdem die Adaptationskinetik, die Möglichkeit der Kopplung der beiden Hände bei der Adaptation, und die Linearität der Reiz-Empfindungs-Kurven in besonderen Experimenten untersucht.

Ein Modell (künstlicher Finger), das die hoch- und niederfrequenten Teile der Rezeptorantwort getrennt verarbeitet, simuliert die wesentlichsten Auswirkungen der Adaptationstemperatur auf die Objekttemperaturwahrnehmung. Das Modell ist auch in der Lage, Stoffe, wie z.B. Aluminium, Glas, Gips, Holz und Styropor zu unterscheiden.

Anmerkungen

1. Die Rolle der sogenannten thermomechanischen Fasern (hauptsächlich SAI Mechanorezeptoren), die auch sehr stark auf Temperaturänderungen reagieren, ist noch nicht völlig geklärt worden, aber s. Diskussion (Abschnitt 5.2.2).
2. Die Zuschreibung des Drei-Schalen-Versuchs an E.H. Weber hat sich nicht nur in Lehrbüchern eingebürgert (Schmidt 1980), sondern auch in der wissenschaftlichen Literatur der Temperaturpsychophysik (Kenshalo 1970). Trotzdem hat der Autor keinen einzigen Hinweis auf einen solchen Versuch in den ganzen veröffentlichten Arbeiten von E.H. Weber gefunden. Der Versuch selbst ist in den Handbüchern der Physiologie, die im letzten Jahrhundert und bis zum ersten Weltkrieg herausgegeben wurden, überhaupt nicht zu finden. Als der "sog. Drei-Schalenversuch" wurde er erstmals in der Ausgabe der "Vorlesungen über Physiologie" (1904) von M. v. Frey erwähnt, und taucht zum ersten Mal als ein "Versuch von E.H. Weber" in dem "Lehrbuch der Physiologie des Menschen", von R. Höber (1919) auf.
3. Solche vergleichenden Untersuchungen sind allerdings über die absolute Empfindungsschwelle (Järvilhto 1973, Kenshalo 1976) und über die Unterschiedsempfindlichkeit (Johnson et al. 1973, 1979) des menschlichen

Temperatursinnes gemacht worden.

4. "Gleich und "ungleich" beziehen sich in der Terminologie von Goldscheider auf den Temperaturreiz (z.B. die kalten "Temperaturnerven" sind gleichsinnig mit einem Kältereiz).
5. Die Anwendung dieses Ausdrucks in Anlehnung an den größten Teil der Literatur bedeutet nicht, daß diese thermoregulatorischen Effektoren ausschließlich ein Teil des autonomen Nervensystems sind.
6. Hensel (1952) hat eine Scheintemperaturleitzahl a' (die auch mögliche konvektive Effekte berücksichtigt) von annähernd $10^{-7} \text{ m}^2 \cdot \text{sec}^{-1}$ in der lebenden menschlichen Haut des Unterarms in 0,9 mm Tiefe gemessen. An der Haut des Oberschenkels wurde zwischen 0 und 1 mm tief eine Scheinwärmeleitzahl λ' von $0,544 \text{ W} \cdot \text{m}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ gemessen. Damit läßt sich die Wärmeeindringzahl der Haut berechnen als $1,72 \cdot 10^3 \text{ J} \cdot \text{s}^{-1/2} \cdot \text{m}^{-2} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$.
7. Die Bedingungen für diese theoretische Behandlung des Problems sind (a) eine homogene Anfangstemperaturverteilung in allen Tiefen von Haut und Gewebe, und (b) großflächige äußere Temperaturreize. Die theoretischen Gleichungen sind auf der Annahme der einseitig unendlichen Ausdehnung des betroffenen Körpers aufgebaut.

8. Umbildung von Gleichung (4) gibt:

$$\frac{(T_A - T_O) - (T_A - T_M)}{T_A - T_M} = \frac{b_{\text{Haut}}}{b_{\text{Objekt}}}$$

$$\frac{T_A - T_O}{T_A - T_M} = 1 + \frac{b_{\text{Haut}}}{b_{\text{Objekt}}}$$

$$\frac{\Delta T}{\Delta T^*} = \frac{b_{\text{Objekt}} + b_{\text{Haut}}}{b_{\text{Objekt}}}$$

9. Die mittlere spezifische Wärme $c = 0,92 \text{ J.g}^{-1}.\text{°C}^{-1}$ und das spezifische Gewicht $\rho = 2700 \text{ kg.m}^{-3}$, so daß die Temperaturleitzahl $a = 0,59 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ und die Wärme-eindringzahl $b = 1,91 \cdot 10^4 \text{ W.s}^{1/2}.\text{m}^{-2}.\text{°C}^{-1}$. Der Temperatursprung an der Hautoberfläche bei Berührung der Säule ist (s. Abschnitt 2.2(b)):

$$\frac{\Delta T \cdot b_{\text{Aluminium}}}{b_{\text{Aluminium}} + b_{\text{Haut}}} = 0,92 \Delta T$$

wo ΔT der Unterschied zwischen Hauttemperatur und der Temperatur der Säule vor der Berührung ist. Bei der Wahl des Säulenmaterials wurde der Stabilität des Temperaturgradienten und der Schnelligkeit, mit der er aufgebaut werden konnte große Bedeutung beigemessen. Es gab dagegen keine Hinweise dafür, daß gerade bei diesem Stoff eine große Konstanzleistung vorhanden war.

10. $Q/t = 0,12 \text{ kW}$. λ und F wurden schon angegeben.

11. Als Prüfhand wurde immer die linke Hand benutzt. Obwohl Unterschiede zwischen linker und rechter Hand bezüglich Temperaturempfindungen gefunden worden sind (Hahn 1949), hat dies keine wesentliche Bedeutung für die hier benutzte Meßmethode. Solche handspezifischen Besonderheiten sollen deshalb hier nicht behandelt werden.
12. Durch diese Technik wurde insbesondere verhindert, daß der Adaptationszustand des Fingers sich während eines Tests signifikant ändert.
13. Bei manchen Versuchspersonen traten kleine Abweichungen von diesem Nullpunkt auf, die aber bei den hier besprochenen Mittelwerten des Versuchspersonenkollektivs nicht berücksichtigt werden.
14. Dies zeigt deutlicher als andere bisherigen psychophysischen Untersuchungen die Rolle der Hemmung der Temperaturempfindungen für die Übermittlung der Information "weniger kalt" oder "weniger warm".
15. Das Zusammenwirken der Kaltrezeptoren und der Warmrezeptoren am Zustandekommen der Temperaturempfindungen ist ein noch ungelöstes Problem. Aus der Tatsache, daß unter normalen Bedingungen Warm- und Kaltempfindungen nie gleichzeitig auf der selben Hautfläche empfunden werden, wäre z.B. ein System der gegenseitigen Hemmung zumindest denkbar. Solches ist aber bisher nicht nachgewiesen worden.

16. In Gleichung (11) geht d auf ∞ bei $T_{Aa} = T_{Ap}$, aber tatsächlich geht auch f dann auf 0.
17. Substitution für T_{Oa} und T_{Op} in Gleichung (10) gibt:

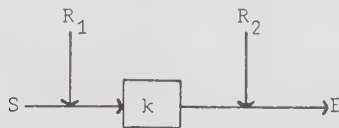
$$d = \frac{T_{Aa} + \Delta T_a - T_{Ap} - \Delta T_p}{T_{Aa} - T_{Ap}}$$

$$d = 1 + \frac{\Delta T_a - \Delta T_p}{T_{Aa} - T_{Ap}}$$

18. Stevens und Marks (1971, 1979) haben bei den Exponenten ihrer Potenzfunktionen für Warm- und Kaltempfindungen einen ähnlichen Unterschied zwischen den beiden Systemen in Bezug auf die Auswirkung der Flächensummation gefunden. Bei dem Warmsystem wird der Exponent kleiner mit größerer Summation. Bei dem Kaltsystem ändert sich der Exponent nicht mit der Summation. Diese beeinflusst die Empfindung nur als Faktor.
19. Die Versuche über die Adaptationskinetik wurden im Rahmen einer Lehrveranstaltung unter Mitwirkung von zwei Studenten durchgeführt.
20. Die Auswirkungen einer kalten Adaptationstemperatur wurden wegen fehlender Ausrüstung nicht untersucht.
21. Dies läßt sich aus Gleichung (8) folgern. Bei Objekten mit anderen Werten für b_{Objekt} als der des "Durchschnittstoffs" wird das zweite Summenglied der Gleichung falsch gewichtet. Dies hat keine Auswirkung auf

die Anstiegssteilheit der Abgleichskurve, bewirkt aber ihre Verschiebung entlang der Abszisse.

22. Dies kann nur der Fall sein, wenn das Rauschen ausschließlich nach der Verstärkung, die die Anstiegssteilheit der Reiz-Empfindungs-Kurve bestimmt, dem System zugesetzt wird. Im allgemeinen gilt folgendes:



Das Signal/Rausch Verhältnis an dem Ausgang E wird bei gleichbleibender Verstärkung k verringert durch ein erhöhtes Rauschen R_2 .

23. Im allgemeinen wird überflüssige Information oft von Nervensystemen einfach nicht weitervermittelt (v. Bekesy 1970). Dadurch wird unter anderem die Kanalkapazität für wichtige Information erhöht und das Rauschniveau vermindert.
24. Die Abgleichsversuche gelten natürlich in erster Linie für den hier eingesetzten Stoff. Aluminium hat eine hohe Wärmeeindringzahl, und es muß noch nachgeprüft werden, ob die Ergebnisse auch bei anderen Stoffen ähnlich sind. Tatsächlich lassen die in Abb. 2 - 3 abgebildeten Vorversuchsergebnisse eine ähnliche Konstanzabweichung erwarten. Aus theoretischen Gründen würde man allerdings eine stärkere Gewichtung der Adapta-

tionstemperatur bei Materialien mit niedrigen Wärmeeindringzahlen erwarten (s. Anmerkung (21)).

25. Dies ist wahrscheinlich auch der Fall bei den einzelnen Fasern. Die Variabilität der Adaptationstemperaturabhängigkeit der dynamischen Antwort von einzelnen Fasern innerhalb einer Population ist nicht untersucht worden, aber in den schon erwähnten Versuchen an Katzen (Schäfer et al. 1984) wurde die dynamische Maximalfrequenz der einzelnen Fasern, unabhängig von der Variation der statischen Maximalfrequenz zwischen verschiedenen Fasern, immer zwischen 25°C und 35°C erreicht.
26. Diese Linearität setzt die Annahme voraus, daß die Temperaturänderung durch die Integration der Impulse in einer bestimmten Zeiteinheit kodiert wird (Kenshalo und Duclaux 1977).
27. Dies würde bedeuten, daß bei großen, den dynamischen Bereich der spezifischen Kaltfasern überschreitenden Temperaturänderungen, die hemmende Wirkung der mit einem weiteren dynamischen Bereich ausgestatteten T/M Rezeptoren überwiegen würde. Dies würde eine Verminderung der Empfindung im Vergleich zu kleineren Temperaturänderungen bewirken, was offensichtlich nicht eintritt. Die hochschwelligen spezifischen Kaltfasern (HT in Abb. 31(a)) könnten hier möglicherweise Abhilfe leisten.

28. Silikon-Kautschuk RTV HB ist kalt-vulkanisierbar und besteht zu 55% aus Quarzmehl, 42% aus Silikonpolymeren und 3% aus Eisenoxiden.
29. Überraschenderweise verhält sich der künstliche Finger sehr viel mehr als erwartet wie ein ideales einseitig unendlich ausgedehntes Objekt, was sich aus dem geringen Abfall der Fühlertemperatur gegen die Lufttemperatur ablesen läßt.
30. Die Stoffwerte für Stein, Glas, Gips und Holz wurden den "International Critical Tables of Numerical Data, Physics, Chemistry and Technology" (Hrsg. Edward W. Washburn), Bd. II (1927) entnommen. Sie sind Mittelwerte aus verschiedenen Messungen an verschiedenen Sorten des jeweiligen Stoffs. Information über die Stoffwerte für Aluminium und Styropor wurde von den Herstellern bezogen.
31. Vielleicht liegt in diesen etwas höhere als erwarteten Werte für $\Delta T^{**}/\Delta T$ der Grund für das Ausbleiben der stärkeren Gewichtung von T_A in den Empfindungen bei Objekten mit niedrigen Wärmeeindringzahlen (s. Anmerkung (24)).

Literaturverzeichnis

- v. Bekesy, G.: Physiologie der Sinneshemmung. Goldmann, München 1970.
- Beste, R.: Perzeption statischer thermischer Reize beim Menschen. Inaug. Diss. Marburg (1977)
- Braun, H.A., Bade, H. und Hensel, H.: Static and dynamic discharge patters of bursting cold fibers related to hypothetical receptor mechanisms.
Pflügers Arch. 386, 1-9 (1980).
- Brown, A.C. und Brengelmann, G.L.: The interaction of peripheral and central inputs in the temperature regulation system.
In: Physiological and behavioral temperature regulation (ed. J.D. Hardy, A.P. Gagge und J.A.J. Stolwijk), S. 684. Thomas, Springfield, Ill. 1970.
- Burton, H., Terashima, S.-I. und Clark, J.: Response properties of slowly adapting mechanoreceptors to temperature stimulation in cats.
Brain Res. 45, 393-400 (1972).
- Cabanac, M.: Thermoregulatory behavior.
In: Essays on temperature regulation (ed. J. Bligh und R.E. Moore). North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, London 1972.
- v. Campenhausen, C.: Die Sinne des Menschen. Thieme, Stuttgart 1981.

Chatonnet, J.: Some general characteristics of temperature regulation.

J. Therm. Biol. 8, 33-36 (1983).

Darian-Smith, I., Johnson, K.O. und Dykes, R.: "Cold" fiber population innervating palmar and digital skin of the monkey: responses to cooling pulses.

J. Neurophysiol. 36, 325-346 (1973).

Darian-Smith, I., Johnson, K.O., LaMotte, C., Shigenaga, Y., Kennins, P. und Champness, P.: Warm fibers innervating palmar and digital skin of the monkey: responses to thermal stimuli.

J. Neurophysiol. 42, 1297-1315 (1979).

Dixon, W.J. und Massey, F.J.: Introduction to statistical analysis (4th ed.). McGraw-Hill, New York 1983.

v. Frey, M.: Vorlesungen über Physiologie (1. Auflage). Springer, Berlin 1904.

v. Frey, M.: Der Temperatursinn.

In: Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten, Band I.2, S. 91. Julius Springer, Berlin 1929.

Goldscheider, A.: Thermoreceptoren.

In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie (Hrsg. A. Bethe), Band XI, S. 131. Julius Springer, Berlin 1926.

Gröber, H.: Gröber-Erk. Die Grundgesetze der Wärmeübertragung (3. Auflage v. U. Grigull). Springer, Berlin 1955.

Hahn, H.: Ein neues sinnesphysiologisches Gesetz.

Klin. Ws. 8, 1016 (1929).

Hahn, H.: Beiträge zur Reizphysiologie. Heidelberg 1949.

- Hardy, J. und Oppel, T.W.: Studies in temperature sensation.
 III. The sensitivity of the body to heat and the spatial summation of the end organ responses.
 J. Clin. Invest. 16, 533-540 (1937).
- Hensel, H.: Physiologie der Thermoreception.
 Ergebn. Physiol. 47, 166-368 (1952).
- Hensel, H.: In: Sensory functions of the skin of humans (ed. D.R. Kenshalo), S. 236. Plenum Press, New York 1979.
- Hensel, H.: Thermoreception and temperature regulation.
 Academic Press, London 1981.
- Hensel, H.: Recent advances in thermoreceptor physiology.
 J. Therm. Biol. 8, 3-6 (1983).
- Hensel, H. und Zotterman, Y.: Quantitative Beziehungen zwischen der Entladung einzelner Kältefasern und der Temperatur.
 Acta Physiol. Scand. 23, 291-319 (1951).
- Hering, E.: Grundzüge einer Theorie des Temperatursinns.
 Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 3, 75, 101-135 (1877).
- Hering, E.: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn.
 In: Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Bd. III: Physiologische Optik, hrsg. von A. Graefe, T. Saemisch, S. 1-294. Springer, Berlin 1925.
- Höber, R.: Lehrbuch der Physiologie des Menschen (1. Auflage), Springer, Berlin 1919.
- Horridge, G.A.: Neuron function and behaviour: which explains which?
 In: Multimodal convergences in sensory systems (ed. E. Horn), 369-383. Fischer, Stuttgart 1983.

Iggo, A.: Cutaneous thermoreceptors in primates and sub-primates.

J. Physiol. (Lond.) 200, 403-430 (1969).

Issing, K. und Hensel, H.: Static temperature sensations and static thermal comfort.

J. Therm. Biol. 8, 61-63 (1983).

Jameson, D. und Hurvich L.M.: Complexities of perceived brightness.

Science 133, 174-179 (1961).

Järvilhto, T.: Neural coding in the temperature sense.

Ann. Ac. Sci. Fenn. B, 184 (1973).

Johnson, K.O., Darian-Smith, I. und LaMotte, C.: Peripheral neural determinants of temperature discrimination in man: a correlative study of responses to cooling skin.

J. Neurophysiol. 36, 347-370 (1973).

Johnson, K.O., Darian-Smith, I., LaMotte, C., Johnson, B. und Oldfield, S.: Coding of incremental changes in skin temperature by a population of warm fibers in the monkey: correlation with intensity discrimination in man.

J. Neurophysiol. 42, 1332-1353 (1979).

Kenshalo, D.R.: Psychophysical studies of temperature sensitivity.

In: Contributions to sensory physiology (ed. W.D. Neff), 4, 19. Academic Press, New York 1970.

Kenshalo, D.R.: Correlations of temperature sensitivity in man and monkey, a first approximation.

In: Sensory functions of the skin in primates (ed. Y.

- Zotterman). Pergamon Press, Oxford 1976.
- Kenshalo, D.R. und Duclaux, R.: Response characteristics of cutaneous cold receptors in the monkey.
J. Neurophysiol. 40, 319-332 (1977).
- Konietzny, F.: Neurophysiologische Untersuchungen der cutanen Sensibilität beim Menschen.
Inaug. Diss. Marburg (1982).
- Kreisman, R.K. und Zimmerman, I.D.: Representation of information about skin temperature in the discharge of single cortical neurons.
Brain Res. 55, 343-353 (1973).
- v. Kries, J.: Allgemeine Sinnesphysiologie. Vogel, Leipzig 1923.
- Krischer, O.: Über die Bestimmung der Wärmeleitfähigkeit, der Wärmekapazität und der Wärmeeindringzahl in einem Kurzzeitverfahren.
Chemie-Ing. Techn. 26, 42 (1954).
- Kumazawa, T. und Perl, E.R.: Excitation of marginal and substantia gelatinosa neurons in the primate spinal cord: indications of their place in dorsal horn functional organization.
J. Comp. Neur. 177, 417-434 (1978).
- LaMotte, R.H. und Thalhammer, J.G.: Response properties of high-threshold cutaneous cold receptors in the primate.
Brain Res. 244, 279-287 (1982).
- Marks, L.E. und Stevens, J.C.: Spatial summation of warmth: influence of duration and configuration of the

stimulus.

Am. J. Psychol. 86, 251-267 (1973).

Mower, G.D.: Perceived intensity of peripheral thermal stimuli is independent of internal body temperature.

J. Comp. Physiol. Psychol. 90, 1152-1155 (1976).

Necker, R.: The problem of bimodal receptors: responses to thermal stimuli.

In: Multimodal convergences in sensory systems (ed. E. Horn), S. 1-16. Fischer, Stuttgart 1983.

Poulos, D.A.: Trigeminal temperature mechanisms.

In: Oral-facial sensory and motor mechanisms (ed. R. Dubner, Y. Kawamura), S. 47-72. Appleton-Century-Crofts Meredith Corp., New York 1971.

Poulos, D.A. und Lende, R.A.: Responses of trigeminal ganglion neurons to thermal stimulation of oral-facial regions: I. Steady-state response.

J. Neurophysiol. 33, 508-517 (1970a)

Poulos, D.A. und Lende, R.A.: Responses of trigeminal ganglion neurons to thermal stimulation of oral-facial regions: II. Temperature change response.

J. Neurophysiol. 33, 518-526 (1970b).

Poulos, D.A. und Molt, J.T.: Responses of central trigeminal neurons to cutaneous thermal stimulation.

In: Sensory functions of the skin in primates (ed. Y. Zotterman), S. 263-283. Pergamon Press, Oxford 1976.

Pütter, A.: Die Unterschiedsschwellen des Temperatursinnes. Z. Biol. 74, 237-298 (1922).

Satinoff, E.: Neural organization and evolution of thermal

- regulation in mammals.
 Science 201, 16-22 (1978).
- Schäfer, K., Braun, H.A. und Hensel, H.: Temperature transduction in the skin.
 In: Thermal physiology (ed. J.R.S. Hales). Raven Press, New York 1984.
- Schmidt, R.F.: Grundriß der Sinnesphysiologie (4. Auflage). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1980.
- Stevens, J.C. und Marks, L.E.: Spatial summation and the dynamics of warmth sensation.
 Percept. Psychophys. 9, 391-398 (1971).
- Stevens, J.C. und Marks, L.E.: Spatial summation of cold.
 Physiol. Behav. 22, 541-547 (1979).
- Stevens, J.C., Marks, L.E. und Simonsen, D.C.: Regional sensitivity and spatial summation in the warmth sense.
 Physiol. Behav. 13, 825-836 (1974).
- Stevens, J.C. und Stevens, S.S.: Warmth and cold: dynamics of sensory intensity.
 J. Exp. Psychol. 60, 183-192 (1960).
- Stevens, S.S.: Mathematics, measurement and psychophysics.
 In: Handbook of experimental psychology (ed. S.S. Stevens). Wiley, New York 1951.
- Stevens, S.S.: On the psychophysical law.
 Psychol. Rev. 64, 153-181 (1957).
- Stevens, S.S.: Issues in psychophysical measurement.
 Psychol. Rev. 78, 426-450 (1971).

Weber, E.H.: Der Tastsinn und das Gemeingefühl.

In: Handwörterbuch der Physiologie (Hrsg. R. Wagner),
Bd. III.2, 481-588. Vieweg und Sohn, Braunschweig 1846.

Werner, J. und Reents, T.: A contribution to the topography
of temperature regulation in man.

Eur. J. Appl. Physiol. 45, 87-94 (1980).

Zotterman, Y.: Specific action potentials in the lingual
nerve of cat.

Scand. Arch. Physiol. 75, 105-116 (1936).

Lebenslauf

Name: Mark Angelo Francis Stephen Tritsch
Geboren: 18.4.1950
Geburtsort: Sutton Coldfield, England
Staatsangehörigkeit: britisch
Eltern: Prof. Franz-Josef Tritsch
Muriel Tritsch (geb. Underwood)
Familienstand: Verheiratet

Schulbildung:

ab 1957 Keyes School, Sutton Coldfield
ab 1960 Cobham House Preparatory School, Bromsgrove
ab 1963 Bromsgrove County High School

Schulabschluß:

1966 G.C.E. Ordinary Level
1968 G.C.E. Advanced Level

Hochschulausbildung:

ab 1968 Studium der Zoologie an Oxford University
(Wadham College)

Hochschulabschluß:

1971 B.A. Honours
1975 M.A. Oxon

Berufstätigkeit:

ab 1975 freiberufliche wirtschafts- und wissenschafts-
publizistische Tätigkeit
ab 1981 Lecturer in Biology, University of Maryland
University College, European Division
ab 1984 wissenschaftlicher Mitarbeiter, Johannes
Gutenberg-Universität (Institut für Zoologie III)

